

SÉRIE A N° 1758

N° D'ORDRE :

2624

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Francis BERNARD

ASSISTANT A L'INSTITUT OCÉANOGRAPHIQUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA MORPHOGENÈSE DE L'ŒIL COMPOSÉ DES
ARTHROPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *Novembre 1937 devant la Commission d'examen*
25 NOV 1937

MM. CAULLERY	<i>Président.</i>
PÉREZ.	} <i>Examineurs.</i>
F. PICARD	

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
405, Boulevard Raspail

1937

SÉRIE A N° 1758

N° D'ORDRE :

2624

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Francis BERNARD

ASSISTANT A L'INSTITUT OCÉANOGRAPHIQUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA MORPHOGÉNÈSE DE L'ŒIL COMPOSÉ DES
ARTHROPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Novembre 1937 devant la Commission d'examen

MM. CAULLERY *Président.*

PÉREZ. } *Examineurs.*
F. PICARD }

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1937

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	{	H. LEBESGUE.	FREUNDLER.	MARCHIS.
		A. FERNBACH.	AUGER.	VESSIOT.
		Émile PICARD.	BLAISE.	PORTIER.
		Leon BRILLOUIN.	DANGEARD.	MOLLIARD.
		GUILLET.	LESPIEAU.	LAPIQUE.
		PECHARD.		

PROFESSEURS

G. BERTRAND.....	† Chimie biologique.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
M. CAULLERY.....	† Zoologie (Évolution des êtres organisés).	Henri VILLAT.....	† Mécanique des fluides et applications.
G. URBAIN.....	† Chimie générale.	Ch. JACOB.....	† Géologie.
Émile BOREL.....	† Calcul des probabilités et Physique mathématique.	P. PASCAL.....	† Chimie minérale.
Jean PERRIN.....	† Chimie physique.	M. FRÉCHET.....	† Calcul différentiel et Calcul intégral.
H. ABRAHAM.....	† Physique.	E. ESCLANGON.....	† Astronomie.
E. CARTAN.....	† Géométrie supérieure.	M ^{me} RAMART-LUCAS	† Chimie organique.
A. COTTON.....	† Recherches physiques.	H. BEGHIN.....	† Mécanique physique et expérimentale.
J. DRACH.....	† Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
Charles FARRY.....	† Enseignement de Physique.	PAUTHENIER.....	Physique (P. C. B.).
Charles PÉREZ.....	† Zoologie.	De BROGLIE.....	† Théories physiques.
Léon BERTRAND.....	† Géologie structurale et géologie appliquée.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
E. RABAUD.....	† Biologie expérimentale.	P. JOB.....	Chimie générale.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
Paul MONTEL.....	† Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	PRENANT.....	Zoologie.
P. WINTREBERT.....	† Anatomie et histologie comparées.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM.....	† Botanique.	BOHN.....	Zoologie (P. C. B.).
O. DUBOSCQ.....	† Biologie maritime.	COMBES.....	† Physiologie végétale.
G. JULIA.....	† Mécanique analytique et Mécanique céleste.	GARNIER.....	† Mathématiques générales.
C. MAUGUIN.....	† Minéralogie.	PÉRES.....	Mécan. théor. des fluides.
A. MICHEL-LÉVY.....	† Pétrographie.	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. B.).
H. BÉNARD.....	† Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER.....	† Physiologie générale.
A. DENJOY.....	† Application de l'analyse à la Géométrie.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
L. LUTAUD.....	† Géographie physique et géologie dynamique.	M. CURIE.....	Physique (P. C. B.).
Eugène BLOCH.....	† Physique théorique et physique céleste.	G. RIBAUD.....	† Hautes températures.
G. BRUHAT.....	Physique.	CHAZY.....	† Mécanique rationnelle.
E. DARMOIS.....	Enseignement de Physique.	GAULT.....	Chimie (P. C. B.).
A. DEBIERNE.....	† Physique Générale et Radioactivité.	CROZE.....	Recherches physiques.
A. DUFOUR.....	† Physique (P. C. B.).	DUPONT.....	† Théories chimiques.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	LANQUINE.....	Géologie.
A. GUILLIERMOND.....	† Botanique.	VALIRON.....	Mathématiques générales.
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.	BARRABÉ.....	Géologia structurale et géologie appliquée.
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.	MILLOT.....	Zoologie (P. C. B.).
ROBERT-LÉVY.....	† Physiologie comparée.	F. PERRIN.....	Théories physiques.
		VAVON.....	Chimie organique.
		G. DARMOIS.....	Calcul des Probabilités et Physique-Mathématique.
		AUBEL.....	Chimie (P. C. B.).
		BOURCART.....	Géographie physique.
		P. LANTEFOL.....	Botanique (P. C. B.).

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



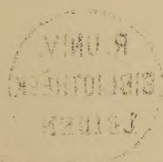
RECHERCHES SUR LA MORPHOGÉNÈSE DES YEUX COMPOSÉS D'ARTHROPODES

Développement. Croissance. Réduction.

(Avec les planches I à VI, les figures 1 à 20 et les graphiques 1 à 21).

SOMMAIRE

	Pages
I. — INTRODUCTION	3
II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUE	5
III. — CONNAISSANCES ACTUELLES SUR L'ANATOMIE DES YEUX NORMAUX . . .	14
IV. — DÉVELOPPEMENT DES YEUX NORMAUX	24
1 ^o <i>Historique</i> . — Matériel choisi	24
2 ^o <i>Formicina flava</i>	27
3 ^o <i>Tenebrio molitor</i>	30
4 ^o <i>Notonecta maculata</i>	32
5 ^o <i>Résumé</i>	34
V. — CROISSANCE DES YEUX COMPOSÉS	37
<i>Introduction. Terminologie</i>	37
<i>Historique. Matériel étudié</i>	39
1 ^o <i>Gryllus domesticus</i>	41
2 ^o <i>Schistocerca gregaria</i>	56
3 ^o <i>Notonecta maculata</i>	62
4 ^o <i>Galathea squamifera</i>	69
5 ^o <i>Macropodia rostrata</i>	78
6 ^o <i>Croissance des yeux réduits de quelques Décapodes</i> . . .	91
<i>Conclusions</i>	92
Morphologie de l'accroissement oculaire. Comparaison des taux de croissance terminaux. Modifications des proprié- tés optiques au cours de la vie. Constantes d'équilibre de la croissance relative	92
Francis Bernard.	I



VI. — STRUCTURE DES YEUX RÉDUITS.	100
<i>Introduction</i>	100
a) <i>Insectes</i>	101
1 ^o <i>Historique</i>	101
2 ^o <i>Etude de quelques groupes</i> (Orthoptères, Carabiques, Ténébrionides, Fourmis)	103
3 ^o <i>Conclusion</i>	118
b) <i>Crustacés</i>	123
1 ^o <i>Historique</i>	123
2 ^o <i>Etude de quelques groupes</i> (Thalassinides, Galathéides, Brachyours)	125
3 ^o <i>Conclusion</i>	126
c) <i>Remarques générales sur les réductions oculaires</i>	140
VII. — RÉSUMÉ D'ENSEMBLE.	145
TABLEAUX NUMÉRIQUES VIII A XII	148
BIBLIOGRAPHIE	156

INTRODUCTION

Le présent travail est la suite d'une étude sur quelques yeux réduits, publiée dans ce Bulletin en 1932. Pour étendre ces recherches, il m'a paru nécessaire en premier lieu d'observer plus complètement la morphogénèse des organes visuels. Ainsi, le désir de mieux interpréter les cas d'atrophie m'a conduit vers une description nouvelle des yeux normaux : leur développement et leur croissance montrent d'ailleurs en eux-même quelque intérêt biologique.

Tout en me limitant à l'œil composé proprement dit ⁽¹⁾, j'ai trouvé profitable de m'adresser à des groupes relativement variés parmi les Arthropodes. Peu de questions, en effet, restent aussi éparses que celles des organes sensoriels. La plupart du temps, chaque auteur n'a décrit qu'un groupe restreint, parfois même une seule espèce, sans avoir toujours connaissance de l'embryologie normale des parties étudiées. Aussi, toute la structure des yeux réduits, si souvent invoquée par les théoriciens de l'évolution, mérite-t-elle un examen d'ensemble : à une nouvelle monographie spéciale, j'ai préféré une comparaison étendue, plutôt anatomique que cytologique.

Suivant un principe bien naturel, je donnerai une place plus large aux phénomènes les moins examinés jusqu'ici : par exemple, la croissance sera longuement décrite. Les notions quantitatives, indispensables quand il s'agit de comparer des organes entre eux, prendront une certaine importance à cause des facilités de mesure offertes par l'œil à facettes. D'autre part, les groupes zoologiques peu abordés au point de vue des yeux (Orthoptères, Fourmis, Téné-

(1) On trouvera p. 15 une définition de l'œil composé. J'aborderai surtout ici la structure des ommatidies, réservant pour un prochain travail celle des ganglions nerveux. La description précise de ces derniers exigerait des techniques peu compatibles avec la difficulté histologique et la rareté habituelle des Arthropodes à yeux dégénérés : seules des indications sommaires sur la taille et le nombre des parties internes pourront être fournies.

brionides) ont retenu mon attention aux dépens d'autres Arthropodes tels que les Crustacés et les Lépidoptères, dont la bibliographie est déjà touffue.

Cette étude comprend trois parties. Après un bref rappel de nos connaissances sur les yeux composés, un premier chapitre concerne leur développement. La croissance détaillée des cellules et de l'ensemble des ommatidies fait l'objet des pages suivantes. Ensuite vient une révision des yeux réduits : l'examen d'une vingtaine d'exemples nouveaux, complété par celui des espèces déjà décrites, permet d'énoncer quelques règles générales à propos des modalités anatomiques actuellement connues.

Dans les laboratoires successifs où s'est poursuivi ce travail, j'ai reçu de précieux encouragements. Je tiens à remercier tout d'abord MM. les professeurs L. BLARINGHEM et L. FAGE, qui m'ont permis d'effectuer, avec la sécurité d'un poste d'assistant, des recherches éloignées de ma spécialité officielle.

Poussé d'abord par une simple curiosité de naturaliste, j'avais commencé l'étude des yeux réduits sur les indications de M. le professeur M. PRENANT. La tendance de mon travail a changé sous l'influence de mon ami Georges TEISSIER, dont les méthodes quantitatives seront utilisées ici à maintes reprises : je lui dois une gratitude particulière pour ses conseils.

Le docteur ROCHON-DUVIGNEAUD m'a fourni diverses références bibliographiques, et ses propres recherches sur les yeux des Vertébrés ont constitué pour moi un exemple profitable. Il m'est agréable de remercier aussi MM. les professeurs O. DUBOSCQ et Ch. PÉREZ, à qui je dois tant pour ma formation de zoologiste.

Des exemplaires d'Arthropodes intéressants me sont parvenus grâce à Mlle COUSIN, MM. P. GRASSÉ et P. VAYSSIÈRE. Je leur en suis reconnaissant, ainsi qu'à mon ami Jean MARTIN pour son aide dans la recherche des Insectes cavernicoles. Pour les nombreux dessins et mesures exécutés en vue de ce mémoire, j'ai bénéficié de l'aide de Mlles A. MILLON, M. NAGEOTTE, et du docteur M. LOMINSKI.

II

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

1^o Matériel.

Il me paraît nécessaire de noter ici, en plus des espèces étudiées, la provenance exacte de la plupart d'entre elles : la taille relative de l'œil est, en effet, assez variable suivant les races géographiques. Les Crustacés sont fournis par les Stations biologiques de Roscoff et de Banyuls, à l'exception du *Munidopsis polymorpha*, de la grotte de l'île Lanzarote, dont M. le professeur Ch. PÉREZ a bien voulu me donner quelques individus. En majorité, les Insectes proviennent de mes récoltes personnelles ci-dessous précisées. Toutefois, des Termites africains fixés m'ont été envoyés par M. le Professeur P. GRASSÉ, une souche de Grillon domestique est due à l'obligeance de Mlle COUSIN, et un lot de Criquets pèlerins a été pris dans les élevages de M. P. VAYSSIÈRE au Muséum de Paris. Dans la liste suivante, l'astérisque * indique les espèces plus complètement examinées :

A. — CRUSTACÉS DÉCAPODES

MACRURA.

Leander squilla L. (Roscoff).

ANOMURA.

Galatheidæ.

* *Galathea squamifera* Leach (Roscoff).

Munida bamffica Penn. (Concarneau).

* *Munidopsis polymorpha* Koelbel (grotte de l'île Lanzarote).

Thalassinidæ.

Upogebia stellata Mont. (Roscoff).

* *U. stellata*, var. *littoralis* Risso (Banyuls).

BRACHYURA.

▪ *Macropodia rostrata* L. (Roscoff).

B. — INSECTES

ISOPTERA.

Cubitermes fungifaber Sjöstedt.

Cryptotermes Sjostedti Holm.

Bellicositermes natalensis Hav.

COLEOPTERA.

Carabidæ.

- Notiophilus rufipes* Curt. (Forêt de Marly).
- Trechus angusticollis* Kiesw. (Massif pyrénéen du Néouvielle, à 2.200 m.).
- * *Aphænops Cerberus* Dieck. (grotte de Moulis, Ariège),
- Duvalius delphinensis* Abeille (grotte de St-Nazaire, Drôme).
- * *Steropus madidus* Fab., var. *concinus* (Forêt de Marly).
- Pterostichus cristatus* Duf. (Forêt de Marly).
- Argutor strenuus* Panz.
- Pseudomaseus nigritus* Fab.
- Platysma nigra* Schall (Dieulefit, Drôme).
- Sphodrus leucophtalmus* L. (Roscoff).
- * *Læmostenus (Eutrichomerus) complanatus* Dej. (Roscoff).
- L. (E.) algerinus* Luc. (Fréjus).
- * *L. (s. s.) oblongus* Dej. (trois grottes pyrénéennes, voir p. 108).
- * *Antisphodrus Boldorii* Dod. (Grotte « Bucco del Frate » Alpes italiennes) envoi de M. L. BOLDORI.
- * *Ceuthosphodrus navarricus* Vuill. (Grotte d'Oxibar supérieure, Basses-Pyrénées).
- Tenebrionidæ.
- Tenebrio molitor* L. (Paris).
- Pimelia sulcata* Geoffr. (Fréjus).
- * *Stenosis angustata* Herbst. (Fréjus).
- Dichillus minuta* Latr. (Fréjus).
- ORTHOPTERA.
- Phasgonuridæ.
- Tylopsis thymifolia* Petagna (Fréjus, Var).
- Tachycines asynamorus* Adel. (Serres de Vichy).
- * *Dolichopoda palpata* Azami Saul-

cy (grotte de Saint-Nazaire en Royans, Drôme).

Gryllidæ.

- * *Gryllus domesticus* L. (élevages de Mlle COUSIN à Paris).
- Ecantus pellucens* Scop. (Fréjus).
- Arachnocephalus Yersini* Sauss. (Fréjus).

Locustidæ.

- * *Schistocerca gregaria* Forsk. (élevages du Muséum de Paris).

HEMIPTERA.

- * *Notonecta maculata* Fab. (Bassins du Muséum).

DIPTERA.

Drosophila melanogaster Meig., yeux normaux et « bar » (Paris).

Lucilia Cæsar L. (Paris).

HYMENOPTERA.

Formicidæ.

- Ponera Eduardi* Forel ♀ ♂ (Fréjus).
- * *Myrmecina graminicola* Latr. ♀ ♂ (La Chapelle en Vercors, Drôme).
- * *Solenopsis fugax* Latr. ♀ (La Chapelle-en-Vercors).
- Cremastogaster Auberti* Em. ♀ ♂ (Fréjus).
- Tapinoma erraticum* Latr., subsp. *nigerrimum* Nyl. ♀ (Fréjus).
- Bothriomyrmex meridionalis* Roger ♀ (Fréjus).
- Dendrolasius fuliginosus* Latr. ♀ (Fontainebleau).
- * *Formicina (= Lasius) flava* F. (Orédon, Hautes-Pyrénées, à 1.800 m.).

2° Technique.

Je décrirai successivement les méthodes de mesure, la numération des facettes, et la technique histologique ⁽¹⁾.

a. Mesure des longueurs d'organes.

Cette opération s'effectue au compas pour les pièces dépassant 5 millimètres de long, et à l'oculaire micrométrique pour les pièces plus petites. Autant que possible, les individus à chitine trop molle ou atteints de déformations parasitaires sont éliminés. La précision de telles mesures atteint 1 à 3 o/o suivant la définition des bords de l'objet.

b. Mesure des dimensions cellulaires.

Suivant leur âge ou suivant les compressions locales, les ommatidies varient très notablement selon les diverses zones d'un même œil. Par exemple, dans un œil de Grillon domestique (voir p. 44) le diamètre des facettes et de la rétinule peut passer du simple au double. Il convient donc, pour les comparaisons entre stades d'un même animal ou entre espèces différentes, de bien choisir chaque fois la même région oculaire. Pratiquement, je donne toujours, sauf indication contraire, les tailles des éléments les plus âgés, correspondant aux premières facettes parues au début du développement : ces ommatidies, presque toujours les plus larges de l'œil, se trouvent souvent dans la zone postéro-dorsale par rapport à l'individu observé. Seules les facettes régulièrement hexagonales ou carrées sont utilisées.

Quant aux ommatidies elles-mêmes, leur rigidité normale est rarement suffisante pour autoriser des mesures sur l'œil non apprêté : en pratique, il convient de fixer légèrement les yeux dans

(1) Toutes les mesures cellulaires et toutes les numérations de facettes ont été effectuées par moi-même. Je dois à Mlle M. NAGEOTTE, puis à M. LOMINSKI, une grande partie des mesures d'organes et des préparations histologiques. De plus, Mlles MILLON et NAGEOTTE ont achevé à l'encre quelques-uns de mes dessins et graphiques (notamment graphiques de croissance, et pl. V et VI).

une solution physiologique (sel marin à 9/1000 ou liquide de Ringer) contenant 1 à 2 0/0 de formol. Au bout de quelques heures, les cellules sont raidies, et la simple dilacération sous le binoculaire sépare les ommatidies en bouquets faciles à examiner. Sur l'œil de *Leander* et sur celui de *Tenebrio*, j'ai constaté que ce procédé ne change guère les dimensions des cellules vivantes : par rapport à celles-ci, les différences observées sont de l'ordre des erreurs de mesure, soit au plus 1/60. Les Crustacés conservés en totalité dans l'eau de mer formolée constituent encore un assez bon matériel pendant les quinze premiers jours.

Dans la plupart des cas, il n'est possible de mesurer ainsi que les dimensions externes du cône cristallin et de la rétine. L'épaisseur de la cornée se mesure au microscope sur un œil fendu au rasoir. Parfois, comme chez *Macropodia* (fig. 1), les ommatidies, larges et peu pigmentées, laissent voir les cellules sécrétrices, les noyaux, et même les stries du rhabdome.

On trouvera dans ce travail diverses évaluations de volumes. En principe, la rétine et la cornée peuvent très souvent se ramener à des troncs de pyramide, les noyaux à des ellipsoïdes. J'ai supposé dans mes calculs les sections basale et distale de la rétine hexagonales. Le cristallin est pratiquement une pyramide tronquée chez les Crustacés, un cône de révolution chez les Insectes : les approximations ainsi faites suffisent pour établir les importants changements de volume constatés au cours de la croissance, ou les différences notables entre espèces. Le volume total de l'œil est assimilé à celui d'un nombre d'ommatidies moyennes égal à celui des facettes.

c. Mesure et numération des facettes.

Il est très facile de mesurer les facettes en détachant un fragment de la cornée. Leur forme est généralement hexagonale : si l est la distance entre deux côtés parallèles ⁽¹⁾, la surface de l'hexagone est égale à $\frac{l^2\sqrt{3}}{2}$.

Dans l'œil composé proprement dit, toutes les ommatidies possè-

(1) Le « diamètre » des facettes, coté sur les tableaux numériques de ce travail, correspond à la distance entre deux bords parallèles.

dent le même nombre de cellules : d'où l'intérêt du nombre des facettes pour l'étude biométrique. Au cours du chapitre sur la croissance (p. 40), nous verrons que la majorité des auteurs se sont bornés à évaluer ce nombre, soit en supposant la surface oculaire hémisphérique et en la rapportant à celle d'une facette moyenne, soit en dessinant à la chambre claire des fragments de l'œil et en évaluant leur surface par pesée du carton. Ces estimations ne valent que pour les yeux de forme simple, à facettes peu variables. Or, seuls quelques yeux d'Arthropodes répondent à cette condition, et ce sont presque toujours des organes de petite taille, comme ceux des Coléoptères Carabiques, des ouvrières de Fourmis, et de quelques Crustacés comme la Galathée décrite, p. 70. Dans les autres cas, l'œil est réniforme et ses facettes sont de largeur très inégale. Il convient alors d'effectuer leur numération directe :

Cette opération, après quelques semaines de pratique, se montre beaucoup moins longue et fastidieuse qu'on ne pourrait le supposer. L'œil est détaché à l'aide d'un fin scalpel, ce qui est facile chez les Crustacés et chez les Insectes à métamorphoses complètes : ces derniers possèdent autour de l'œil une capsule interne chitineuse qui se sépare aisément. Seuls les Insectes à croissance progressive offrent sur le bord néoformé de l'œil une zone très fragile, à facettes peu visibles : la numération de ces éléments jeunes nécessite un éclairage latéral sur fond noir.

La cornée, détachée, est éclaircie soit par séjour dans l'eau de brome, soit par grattage au scalpel de sa face interne : ce procédé rapide est en général suffisant. Puis on la divise en fragments (trois à cinq pour les petits yeux, dix et plus quand le nombre de facettes est grand). Chaque morceau transparent est examiné sous un oculaire à réticule mobile, de façon à repérer et à compter chaque file de facettes que l'on amène sous l'un des traits du réticule. Avec un peu d'habitude, j'arrive à compter environ 3.500 facettes à l'heure, et cela pour des yeux d'une difficulté moyenne. L'usage d'un petit compteur à main est indispensable et permet une grande rapidité. La précision, constatée d'après plusieurs numérations d'un même œil, est de 1 à 2 0/0, c'est-à-dire aussi bonne que celle des mesures de facettes.

d. Technique histologique.

Pour les motifs signalés dans l'introduction, j'ai appliqué une même technique simple à toutes les espèces, réservant pour plus tard l'étude des fibres nerveuses et de la cytologie fine rétinienne.

Les pièces sont fixées au Bouin alcoolique Duboscq-Brasil ⁽¹⁾. Pour la bonne pénétration du liquide, il est indispensable d'y plonger la tête seule, ou bien l'œil isolé dans le cas des Crustacés podophthalmes. Les Orthoptères, difficiles à bien fixer, sont incisés sur les côtés de la tête voisins de l'œil. Chez la plupart des Insectes, il faut enlever les mandibules et la base des antennes, parties trop dures qui dilacèrent les coupes. Les ouvrières de Fourmis sont prises parmi les individus immatures : à défaut de ces derniers, il faut couper à la fois une quinzaine de têtes pour avoir des chances d'en rencontrer une un peu moins rigide. D'une façon générale, les Insectes à métamorphoses complètes se coupent mieux que les autres, leur chitine étant plus homogène.

Après un à trois jours de fixation, les pièces sont déshydratées, puis passées 48 heures dans la celloïdine à 3 o/o. Ce passage, indispensable pour les pièces difficiles, peut être supprimé pour les jeunes larves ou pour des Crustacés aussi mous que les Thalassini-
nides.

L'inclusion a lieu dans la paraffine à la cire à 56°-58°, pendant deux à trois heures. L'orientation des petites têtes, assez délicate, diffère suivant la partie à couper : œil proprement dit ou ganglions optiques. Les coupes de cornée et de cônes se détachent aisément : il convient de collodionner toutes les lames après déparaffinage. Pour dépigmenter les yeux sur coupes, le meilleur procédé m'a paru être celui de Mawas : passage dans l'eau de brome pendant 12 à 24 heures et lavage de deux heures à l'eau de source ; il faut s'arrêter avant la décoloration complète : quand le pigment est d'un jaune pâle, il ne gêne pas l'observation des ommatidies et permet de repérer le contour des chromatophores.

Après dépigmentation à l'eau de brome, il faut décupler les temps habituels de coloration et réduire au minimum les phases

(1) Les anciens auteurs ont employé surtout l'alcool, ou des mélanges à base de sublimé. Les histologistes allemands récents (KIRCHHOFFER, UMBACH, etc...) choisissent des liquides très voisins du Bouin alcoolique.

régressives. J'ai coloré le plus souvent à l'hémalun-éosine-safran (triple coloration de MASSON). Le safran teinte en jaune le rhabdome, la cornée, la membrane basale et les lacunes sanguines. Parfois aussi, j'ai employé l'hématoxyline ferrique.

e. Effet de la technique sur les dimensions des ommatidies.

La figure 1 montre nettement, chez *Macropodia*, les déformations considérables apportées par les procédés histologiques usuels. L'opération la plus nuisible n'est point la déshydratation à l'alcool, qui raccourcit légèrement certaines parties, mais le passage au toluène et à la paraffine chaude, qui rétrécit beaucoup la plupart des cellules et dilate quelques autres. Ensuite, le rasoir comprime et disperse les cônes cristallins.

Il est donc impossible de faire des mesures de croissance sur pièces incluses, d'autant que les changements consécutifs à la technique diffèrent notablement suivant les stades larvaires d'une même espèce : l'hydratation des tissus diminue avec l'âge et leur résistance mécanique augmente.

A cet égard, rien n'est plus instructif que le cas du Grillon domestique, chez lequel j'ai constaté les altérations inscrites au tableau ci-dessous (tableau I) :

De ce tableau se dégagent les faits suivants :

1° La technique courante modifie toutes les dimensions cellulaires de 5 à 50 0/0. 2° Ces modifications varient d'ampleur et même de sens au cours de l'accroissement d'une même espèce.

2° Pour les Arthropodes *adultes*, les changements dus à l'inclusion se montrent assez comparables entre les divers groupes systématiques. En pratique, de nombreux essais permettraient d'énoncer une règle commode.

On remarquera la contraction particulièrement forte subie par le cristallin : sans doute ce cône est-il très riche en eau à l'état frais. Dans son travail sur le Dermeste, KIRCHHOFFER (1911) remarque aussi le grand rétrécissement des cellules de Semper, équivalentes aux cellules cristalliniennes des ommatidies eucônes.

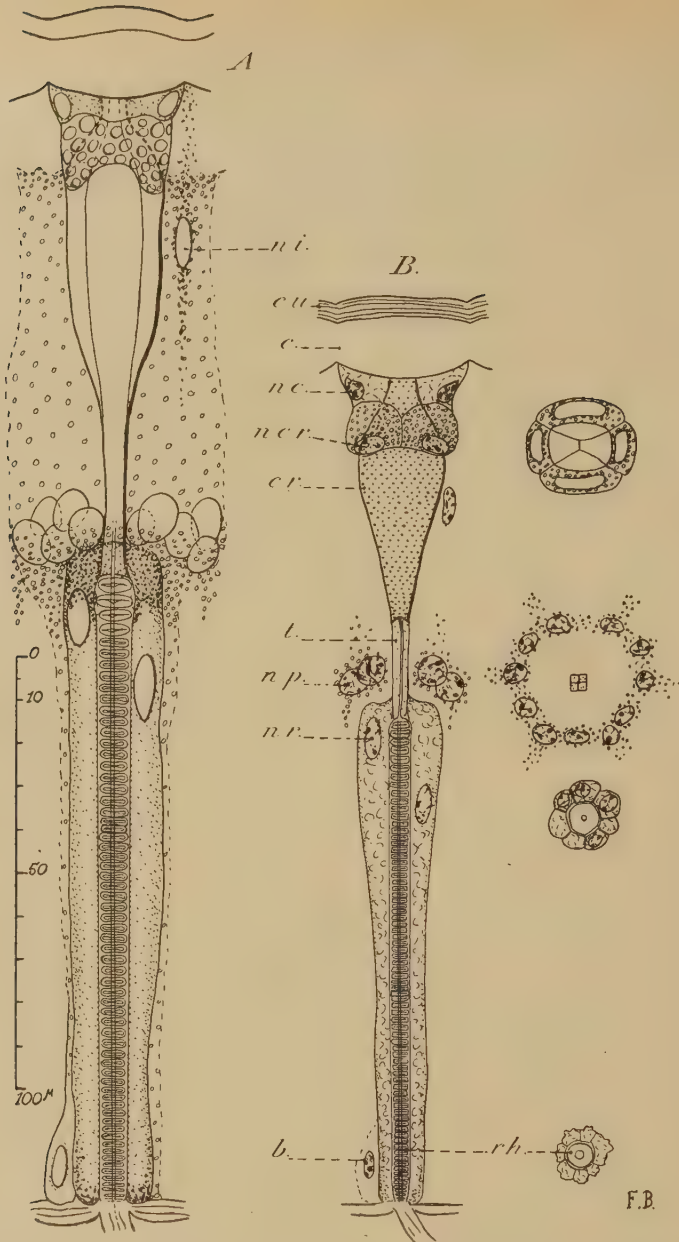


Fig. 1. — Effet de la technique histologique courante sur les ommatidies de *Macropodia rostrata* ($\times 560$). A, ommatidie moyenne d'un œil adulte, vue par dilacération de l'œil frais : on remarquera les stries épaisses de la partie supérieure du rhabdome, caractéristiques d'un élément encore assez jeune. B, ommatidie de la même région dans l'autre œil du même animal, fixé au Bouin alcoolique, inclus et coupé. En plus du rétrécissement général, on notera le changement de forme du cône cristallin *c r* et des cellules qui le sécrètent (*n c r*). *c u*, couche cuticulaire, *c* couche interne de la cornéule; *n c*, noyau d'une cellule cornéagène; *t*, tractus cristallinien intermédiaire; *n i*, noyau d'une cellule pigmentaire supérieure ou irienne; *n p*, noyau d'une des grandes cellules pigmentaires médianes; *n r*, noyau rétinien; *b*, cellule basale, *r h*, rhabdome.

TABLEAU I

Effets de l'inclusion et des coupes sur les ommatidies de *Gryllus domesticus* ♀.

Des têtes de Grillons à divers stades ont été fixées et incluses de même façon. Les stades choisis sont désignés en chiffres romains, de I à XI (adulte).

f = dimension en μ , mesurée sur l'œil frais (moyenne de cinq ommatidies centrales).

c = dimension correspondante, mesurée sur coupe colorée.

k = modification correspondante, notée en $\pm$ o/o de la taille fraîche f .

Stades	Rétinule		Cristallin	
	Hauteur	Largeur maximum	Hauteur	Largeur maximum
I $\left\{ \begin{array}{l} f \\ c \\ k \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 42 \\ 39 \\ - 7 \text{ o/o} \end{array}$	non mesurée	$\begin{array}{c} 13 \\ 12 \\ - 8 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 7 \\ 12 \\ + 70 \text{ o/o} \end{array}$
III $\left\{ \begin{array}{l} f \\ c \\ k \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 71 \\ 73 \\ \text{négligeable} \end{array}$	non mesurée	$\begin{array}{c} 20 \\ 24,5 \\ + 22 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 11 \\ 15 \\ + 36 \text{ o/o} \end{array}$
V $\left\{ \begin{array}{l} f \\ c \\ k \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 105 \\ 100 \\ - 4 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 14 \\ 17 \\ + 16 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 26 \\ 28 \\ + 8 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 17 \\ 16 \\ - 6 \text{ o/o} \end{array}$
VII $\left\{ \begin{array}{l} f \\ c \\ k \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 132 \\ 115 \\ - 13 \text{ o/o} \end{array}$	non mesurée	$\begin{array}{c} 38 \\ 30 \\ - 21 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 21 \\ 17 \\ - 21 \text{ o/o} \end{array}$
IX $\left\{ \begin{array}{l} f \\ c \\ k \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 155 \\ 131 \\ - 15 \text{ o/o} \end{array}$	non mesurée	$\begin{array}{c} 43 \\ 32,5 \\ - 24 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 24 \\ 18 \\ - 25 \text{ o/o} \end{array}$
X $\left\{ \begin{array}{l} f \\ c \\ k \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 190 \\ 158 \\ - 17 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 26 \\ 24 \\ - 6 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 56 \\ 36 \\ - 36 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 29 \\ 20 \\ - 30 \text{ o/o} \end{array}$
XI $\left\{ \begin{array}{l} f \\ c \\ k \end{array} \right.$	$\begin{array}{c} 218 \\ 182 \\ - 16 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 32 \\ 28 \\ - 14 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 72 \\ 40 \\ - 44 \text{ o/o} \end{array}$	$\begin{array}{c} 35 \\ 28 \\ - 20 \text{ o/o} \end{array}$

III

CONNAISSANCES ACTUELLES SUR L'ANATOMIE DES YEUX NORMAUX

Pour faciliter la lecture de ce mémoire, où l'anatomie comparée tient une large place, il me semble utile de résumer d'abord les principaux caractères de l'organe qui nous occupe. L'exposé ci-dessous, aussi bref que possible, évitera bien des répétitions dans les chapitres ultérieurs.

L'œil composé des Arthropodes a fait l'objet de recherches nombreuses et variées. Au simple point de vue de l'histologie, il existe déjà plus de 60 travaux descriptifs, où environ 400 espèces sont étudiées. Comme publications de base, sur lesquelles reposent les homologues actuellement admises, il faut citer GRENACHER (1879), VIALLANES (1882), HICKSON (1885), G. H. PARKER (1891) et R. HESSE (1901) ⁽¹⁾. Depuis ce dernier ouvrage fondamental, diverses monographies plus limitées ont fourni des remarques nouvelles dépassant le cadre du groupe décrit : telles sont les œuvres de DOFLEIN (1904) sur les Brachyours, de KIRCHHOFFER (1908) sur les Coléoptères, de NOWIKOFF (1931) sur les Lépidoptères et de WERRINGLOER (1932) sur les Fourmis.

Si l'on ajoute, pour le système nerveux optique, les travaux bien connus de RAMON y CAJAL et de ses élèves sur les Insectes (depuis 1909) et les descriptions moins complètes de G. H. PARKER (1891) et de HANSTRÖM (1931) sur les Crustacés, on aura l'ensemble des données anatomiques indispensables. Les monographies spéciales seront citées dans le cours du présent ouvrage, à propos des groupes correspondants.

(1) Ce dernier travail renferme une bibliographie complète des publications antérieures à 1900. Par la suite, j'insisterai surtout sur les références plus récentes.

1° Définition de l'œil composé proprement dit ⁽¹⁾.

Œil pair, latéral. Ommatidies contigües, possédant chacune une facette distincte et un cône réfringent. Toutes les ommatidies de l'œil ont le même nombre de cellules et, pour autant que l'on sache, les diverses cellules du même élément dérivent d'une seule initiale commune.

Ce type d'œil existe chez les Branchiopodes, les Isopodes, tous les Podophthalmes, quelques Thysanoures et tous les Insectes ailés. L'œil des Amphipodes en diffère par l'hypoderme cornéen séparé des ommatidies. D'autre part, celles-ci se montrent beaucoup plus instables dans leur taille et leur composition que celles des yeux normaux, comme le prouvent tous les élevages de Gammarins faits depuis ALLEN et SEXTON (1917) : donc, les Amphipodes n'ont pas, à proprement parler, d'yeux composés.

2° Types morphologiques d'ommatidies.

Depuis les recherches classiques d'EXNER (1891), on reconnaît deux dispositions extrêmes d'ommatidies, l'une chez les espèces diurnes (vision par *apposition*), l'autre chez les espèces nocturnes (vision par *superposition*). Entre ces deux types spécialisés se placent la majorité des Arthropodes actuels, dont les yeux peuvent prendre l'une ou l'autre disposition à la faveur de déplacements pigmentaires.

Dans la vision par *apposition*, le manchon pigmentaire est très dense autour de chaque ommatidie : les rayons lumineux obliques ne peuvent passer d'un élément à l'autre : seuls les rayons à peu près parallèles à l'axe de l'ommatidie peuvent atteindre la rétine. Il y a donc, d'une part, forte perte de lumière absorbée par le pigment, d'autre part, spécialisation des zones de la rétine, chacune ne recevant de lumière que d'une région déterminée : chez les

(1) Cette définition s'applique à l'œil normal. Certains yeux réduits (voir p. 117), se rapprochent par convergence des ocelles ou yeux lentifères. Pour les ocelles, on consultera avec fruit les descriptions de ZAVREL (1902, sur *Vespa*), CÉSAR (1913, sur les Fourmis), CORNELI (1924, sur les larves de *Tenthredes*) et CONSTANTINEANU (1930, sur les larves de Diptères).

Insectes les plus évolués à ce point de vue, chaque plage de l'œil possède sa sensibilité propre, distincte de celles des zones environnantes. Cette différenciation est un simple accommodat, car elle

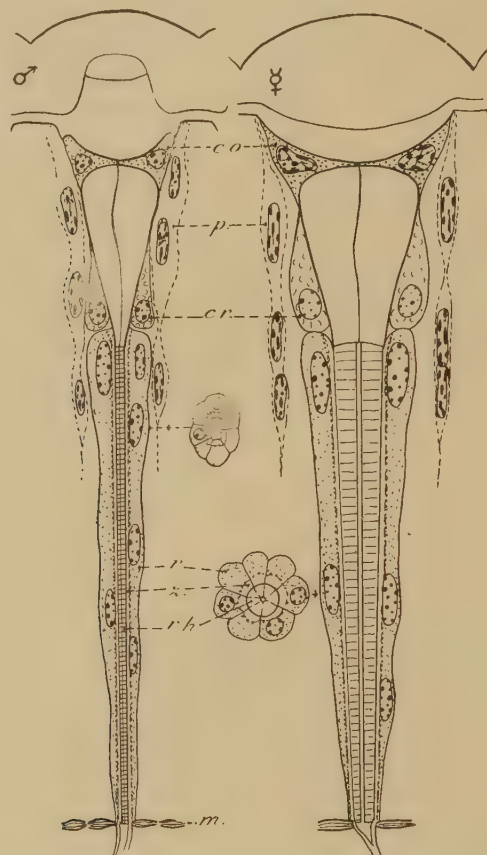


Fig. 2. — Ommatidies de la Fourmi *Cremastogaster Auberti* (type d'ommatidie disposée pour la vision diurne par apposition). Les cellules sont dépigmentées; leurs dimensions correspondent aux proportions réelles sur l'œil frais ($\times 1,500$). — *c o*, cellules pigmentaires cornéagènes; *p*, cellules pigmentaires périphériques; *c r*, cellules cristalliniennes; *r*, cellules rétinienues; *z*, zone peu colorable entourant le rhabdome; *rh*, rhabdome; *m*, membrane basale. La figure de gauche (♂) représente l'ommatidie moyenne du mâle, celle de droite (♀) correspond à l'ouvrière.

disparaît au bout de quelques jours d'obscurité complète (voir en particulier l'intéressant travail de LUDTKE (1935) sur la *Notonecta*). L'ommatidie ainsi adaptée favorise par sa structure la canalisation

de la lumière dans son axe : la cornéule est très convexe, et le cristallin, conique, se trouve en contact direct avec l'apex du rhabdome, lequel est étroit, cylindrique (fig. de texte 2 et fig. 1, pl. IV).

De telles dispositions se rencontrent chez la plupart des Insectes diurnes à gros yeux (Odonates, Hyménoptères, Diptères, Coléoptères Cicindélides), et, d'une façon moins typique, chez beaucoup d'autres Arthropodes. A propos du développement, on verra que ce type d'ommatidie est primitif et généralisé car la forme initiale du rhabdome est cylindrique et celle du cristallin conique dans tous les cas examinés.

Dans la vision par *superposition*, le pigment est diffus, et la lumière, arrivant obliquement, peut traverser plusieurs ommatidies. Les yeux typiques (fig. 10, pl. IV) montrent des facettes très peu convexes. Les cristallins sont cylindriques ou très faiblement coniques, chacun d'entre eux est largement séparé de la rétine par un étroit pédicule des cellules cristalliniennes. La rétine est souvent divisée par un étranglement, qui sépare une ampoule distale nucléée et une zone proximale fusiforme. Le rhabdome est court, large, souvent étoilé en section transversale. Parfois il est limité à la moitié distale de la rétine (fig. Ad. ♂, pl. V). Ce type d'œil caractérise la majorité des Lépidoptères nocturnes, des Décapodes macroures et anomoures, et divers représentants des autres groupes. La perte de lumière y est réduite au minimum grâce à un tapis rétinien formé par les trachéoles et par un pigment clair (*tapetum*) étendu sur la membrane basale : le fond des yeux d'espèces nocturnes est souvent très réfléchissant.

3° Principales variations anatomiques.

L'œil composé apparaît, depuis les travaux de R. HESSE, comme un organe très homogène : l'unité structurale de l'ommatidie des Arthropodes est bien établie. Les variations portent sur le nombre et l'activité fonctionnelle des cellules.

Facettes. — Leur nombre varie de 1 à 25.000 ⁽¹⁾ mais leur taille

⁽¹⁾ On trouvera des listes de nombres de facettes dans les mémoires de NOTHAFT (1880) et LEINEMANN (1904).

change peu. La forme d'une facette est presque toujours hexagonale; chez divers Crustacés (Macroures, Galathéides, quelques Brachyoures et Stomatopodes) les facettes sont carrées secondairement, car elles passent au début du développement par une phase hexagonale.

Cellules cornéagènes ⁽¹⁾. — Chez les Crustacés et les Thysanoures, deux cellules fixes sécrètent chaque cornéule et persistent pendant toute la vie de l'animal. La cornéule des Insectes ailés provient, soit des cellules pigmentaires supérieures, que HESSE considère comme homologues des cellules cornéennes des Crustacés, soit des jeunes cellules cristalliniennes, encore indifférenciées chez les nymphes. A propos du développement (p. 26) j'aurai l'occasion de discuter ce point. En tous cas, l'adulte de certains Coléoptères a perdu toute trace de cellules cornéennes.

Cellules cristalliniennes. — Le cône réfringent est habituellement édifié par quatre cellules de forme très variable (très allongées en dessous du cône chez les Crustacés macroures et anomoures), qui sécrètent entre elles, par addition de globules transparents, le cristallin définitif. Tel est le cas des yeux *eucônes*. La majorité des Dermaptères, Hémiptères, Diptères et Coléoptères présentent un développement incomplet du cristallin. Le plus souvent, ce sont les quatre cellules initiales, devenues plus ou moins transparentes (cellules de Semper, *ccr*, fig. 9, pl. III) qui constituent l'organe réfringent des ommatidies *acônes*. Parfois, ces cellules demeurent indifférenciées : le rôle du cristallin est joué alors, soit par un processus interne cornéen (Coléoptères Dermestides, Elatérides et Malacodermes), soit par une substance semi-liquide sécrétée entre les cellules de Semper et la cornéule (yeux *pseudocônes* des Diptères supérieurs).

La *réтинule* comprend de cinq à dix cellules, presque toujours pigmentées, groupées autour d'un corps réfringent axial, le rhabdome, qui est sécrété par elles. Le nombre primitif semble être cinq (Branchiopodes, Amphipodes). Chez les Crustacés supérieurs et beaucoup d'Insectes, la combinaison la plus fréquente correspond à sept cellules principales, et une latérale plus ou moins rudimen-

(1) Chez la majorité des Arthropodes, l'épaisseur de la cornée est voisine de celle de la chitine banale environnante, et croît de même façon avec l'âge si bien que l'étude de la cornée renseigne souvent sur la chitine céphalique toute entière.

taire. Enfin, quelques familles de Coléoptères et de Lépidoptères ont neuf ou dix cellules rétinienne par groupe : dans ce cas, une des cellules est souvent basale. La cellule basale est centrale et incolore chez les Coléoptères Adéphages (pl. IV, fig. 2, *b*) et GUNTHER (1912) a montré qu'elle contribue à la sécrétion du rhabdome. Chez les Lépidoptères, la basale est périphérique, c'est-à-dire qu'elle laisse le rhabdome atteindre la membrane basale (comme en fig. 1, pl. IV, *b*), mais elle est fortement pigmentée et ne paraît pas sécréter le rhabdome (voir NOWIKOFF, 1931).

Le *rhabdome* est sans doute la partie la plus variable de l'ommatidie, aussi bien comme taille et forme relative que comme structure et colorabilité. Depuis NOWIKOFF, il semble démontré que le rhabdome est de nature cuticulaire et de fonction purement réfringente. Chez des Insectes à bonne vue tels que le Dytique, les rhabdomes sont très réduits et dépourvus de stries. J'aurai l'occasion de reparler de cette partie à propos des yeux atrophiés.

Les cellules pigmentaires annexes restent assez mal connues quant à l'histologie comparée : cela est dû à leur disparition complète dans les yeux trop fortement dépigmentés au chlore par les anciens auteurs. Typiquement, il y a deux à huit cellules *distales* ou *iriennes*, situées autour du cristallin, et six à seize cellules *proximales* ou *pigmentaires réliniennes*. Rappelons ici que les cellules cornéagènes des Insectes sont généralement pigmentées. Je ne crois pas qu'il y ait grand intérêt à préciser le nombre des éléments pigmentaires périphériques, qui sont très variables suivant les espèces étudiées.

Les migrations du pigment ne sont décrites avec soin que pour deux groupes : Décapodes Macroures et Lépidoptères. Elles résultent des déplacements intracytoplasmiques du pigment rétinien et du va-et-vient amiboïde des chromatophores périphériques. Une mise au point très claire de ces faits a été publié par G. H. PARKER (1932). Il semble que, presque toujours, les déplacements soient de plus grande amplitude et plus rapides chez les espèces nocturnes et souterraines : j'ai eu l'occasion de préciser ce fait sur quelques Coléoptères Carabiques (1932).

D'après les travaux récents, les migrations obéissent à des agents extérieurs variés : lumière, visible et ultra-violette (MERKER 1929), température (CONGDON 1907), acidité et teneur en oxygène du milieu (BENNITT et MERRICK 1932). Chez les Décapodes, le sti-

mulant direct de ces déplacements est une hormone sécrétée par les cellules basales du pédoncule oculaire, hormone non spécifique puisqu'elle provoque aussi la rétraction des mélanophores de Batraciens (PERKINS et KROPP 1932).

Au sujet du *système nerveux optique*, je me limiterai aux données indispensables, car cette partie est peu abordée ici. Celui des Insectes est de beaucoup mieux connu, grâce à RAMON y CAJAL et à ses élèves (1909 à 1925). Comme ses grandes lignes paraissent peu variables, le schéma ci-contre (fig. 3) évitera une longue description. Dans chaque ommatidie, les cellules rétiniennees représentent par elles-mêmes les premiers neurones visuels. En principe, chacune d'entre elles contient une fibrille nerveuse accolée au rhabdome (A, f) et décelable par les procédés d'imprégnation métallique : les colorants usuels ne se fixent pas sur elle et laissent donc une zone claire (*Schaltzone* des auteurs allemands) à sa place. Les fibrilles se prolongent jusqu'au cercle de contact entre le cristallin et la rétine : à cette extrémité, elles présentent d'habitude un léger épaississement. Seuls les Muscides qui, à bien d'autres égards, ont des ganglions optiques hautement différenciés, montrent à ce niveau des terminaisons sensorielles fortement dilatées, anastomosées entre elles et très colorables par l'hématoxyline ferrique (d'après VIGIER, 1907 a). Ce sont de tels épaississements qui équivalent aux bâtonnets de notre rétine.

A l'exception des deux chiasmas intermédiaires, le système nerveux optique d'un Insecte est tout à fait comparable à celui d'un Vertébré : il y a dans les deux groupes une zone périphérique à bâtonnets, limitée intérieurement par une membrane (membrane basale des Arthropodes, limitante externe des Vertébrés), et deux zones principales de neurones internes (deuxièmes ⁽¹⁾ et troisièmes

(¹) Chez tous les Insectes examinés par CAJAL, chaque zone de neurones du premier ordre comprend des cellules à fibres longues et des cellules à fibres courtes. En étudiant des Crustacés de grande profondeur, HANSTRÖM (1927) a constaté l'absence de fibres longues ; il en conclut, peut-être prématurément, que celles-ci ne servent qu'à la vision diurne des couleurs, les courtes correspondant à la vision crépusculaire. Les fibres courtes vont des ommatidies à la couche externe de l'épiopticum. Là, elles se groupent par six à huit autour du cylindre-axe d'un neurone géant unipolaire : ce petit groupe, souvent très régulier, forme une *neurommatidie* au sens de VIALLANES (FC, fig. 3). Chez les Arthropodes nocturnes ou obscuricoles, tels que les Sphingides et les Crustacés bathypélagiques, ces neurommatidies sont très développées, comparables aux groupements des fibres des bâtonnets autour des cellules gan-

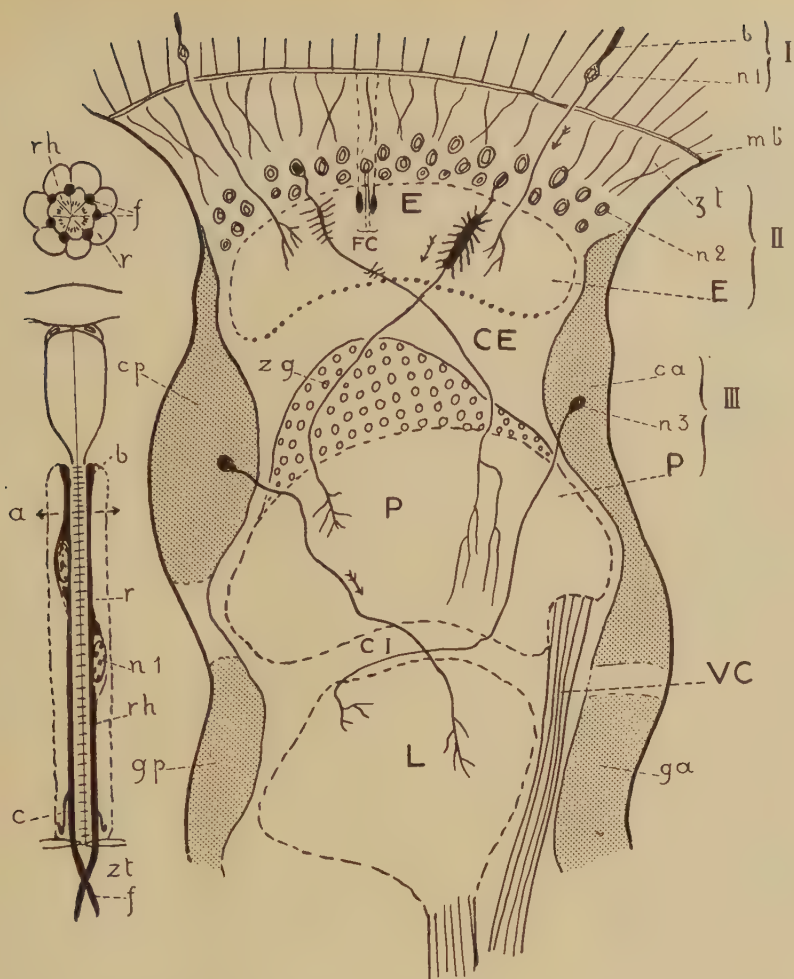


Fig. 3. — A gauche, trajet des fibrilles nerveuses dans une ommatidie d'Insecte (schématisé d'après RAMON Y CAJAL). La figure supérieure représente la coupe transversale de la rétine au niveau *a*. — *f*, fibrille nerveuse; *b*, bâtonnet photorécepteur; *r*, noyau rétinien; *c*, crochet libre basal de la fibrille; *rh*, rhabdome.

A droite, schéma du système nerveux optique de l'Abeille, d'après RAMON Y CAJAL (très simplifié). Les zones ganglionnaires latérales sont figurées en grisé, et le contour des masses plexiformes internes est représenté en traits interrompus. Seules les voies de transmission principales sont indiquées :

I : rétine externe (*neurones visuels de 1^{er} ordre*) avec bâtonnets *b* et noyaux *n 1*; *m b*, membrane basale de l'œil composé proprement dit.

II : rétine intermédiaire ou *periopticum* comprenant : *z t* : zone des trachées; *n 2* : neurones monopolaires géants, ou *neurones visuels de second ordre*; *E*, masse plexiforme externe; *CE*, chiasma externe; *FC*, terminaisons des fibres courtes, groupées en *neurommatidies*.

III : rétine profonde ou *epiopicum*, comprenant : *Zg* : zone granuleuse à neurones multiformes; *P*, masse plexiforme interne; *C1*, chiasma interne; *ca*, cortex ganglionnaire antérieur; *cp*, cortex ganglionnaire postérieur; *n 3* : cellule ganglionnaire, ou *troisième neurone visuel*.

L, lobule optique; *g p*, ganglion postérieur; *g a*, ganglion antérieur; *V. C.*, voie cérébrale vers le plexus interne.

Voir aussi la figure 15 pour les ganglions optiques de Coléoptères.

neurones visuels de la voie directe), l'ensemble de ces trois zones équivalant à la rétine d'un Vertébré. Le lobule optique (ou 3^e ganglion des anciens auteurs) correspond chez les Vertébrés à un centre visuel primaire (tubercule quadrijumeau antérieur).

Quoi qu'il en soit de ces assimilations, je conserverai ici le terme de *rétine* au sens habituel pour les yeux composés, et non au sens généralisé de CAJAL qui pourrait prêter à confusion : la rétine d'un Arthropode restera pour nous la zone la plus externe de neurones, limitée par la membrane basale, les deux autres parties internes étant nommées *périopticum* et *épipticum*.

Chez les Crustacés, le système nerveux profond n'est décrit que pour l'anatomie d'ensemble, et il y aurait avantage à lui appliquer les techniques d'imprégnation. Les Branchiopodes (d'après PARKER, 1897, NOWIKOFF, 1905, et HANSTRÖM, 1931), ont une seule masse plexiforme entre la membrane basale de l'œil et les cérébroïdes. Les Décapodes et Stomatopodes montrent dans le pédoncule oculaire quatre parties essentielles. Voici leur correspondance avec celles des Insectes, suivant la terminologie récente de HANSTRÖM :

Crustacés supérieurs		Insectes
Lame ganglionnaire externe .	=	Périopticum
Masse médullaire externe. . .	=	Epipticum
Masse médullaire interne. . .	=	Lobule optique
Masse terminale	=	Corps pédonculés (en partie).

En somme, la portion interne du système nerveux optique, tout à fait cérébrale chez les Insectes, est détachée à la base du pédoncule oculaire chez les Crustacés supérieurs. Je crois inutile de décrire ici le détail de cette masse terminale, encore très obscurément connue.

Entre les masses ci-dessus définies, il existe, comme chez les Insectes, des chiasmas, mais les techniques employées jusqu'ici ne

glionnaires bipolaires des Vertébrés. Les fibres longues, allant jusqu'à la couche interne du périopticum, où elles s'arborescent, manquent ou sont rares chez les espèces obscuricoles, d'où l'hypothèse de HANSTRÖM. Par comparaison avec les Vertébrés, on notera que les excitations lumineuses sont très peu concentrées par les Insectes : 130 bâtonnets sont reliés chez l'homme à une même cellule ganglionnaire, tandis que chez les Insectes ce groupement ne semble pas dépasser huit fibres courtes par neurone de second ordre.

permettent pas d'assurer leur nombre et leur constance parmi les Crustacés : deux au moins correspondent à ceux des Insectes.

En résumé, on trouve, pour les ganglions optiques comme pour l'œil proprement dit, une certaine unité d'organisation chez les Arthropodes à facettes distinctes.

IV

DÉVELOPPEMENT DES YEUX NORMAUX

1^o Historique.

Parmi les nombreux mémoires consacrés au développement des yeux, aucun ne suit complètement ce phénomène à partir des cellules initiales. Les auteurs se sont bornés à décrire des stades isolés, notamment ceux où l'ommatidie, possédant déjà le nombre définitif de cellules, n'a plus qu'à changer de forme pour aboutir à l'état adulte. En somme, dans les recherches que je vais énumérer, l'embryologie pure occupe une place restreinte.

Les travaux les plus détaillés, compte tenu de leur époque, sont dus à KINGSLEY (1887) sur *Crangon*, G. H. PARKER (1890) sur le Homard, JOHANNSEN (1893) sur *Vanessa urticæ*, PHILIPPS (1905) sur l'Abeille, KIRCHHOFFER (1911) sur le Dermeste, GUNTHER (1912) sur le Dytique, MOROFF (1912) sur *Artemia* et *Palæmon*, et UMBACH (1934) sur *Ephestia Kühniella*.

De plus, on pourra trouver d'utiles renseignements sur quelques stades dans d'autres ouvrages qui ne concernent pas le développement seul : VIALLANES (1882) sur *Musca*, CLAUS (1887) sur le Branchipe, DOFLEIN (1904) sur le Brachyoure *Pleistacantha Moseleyi*, SANCHEZ y SANCHEZ (1920-1924) sur le système nerveux des Insectes, KRAFKA (1924) sur la Drosophile et WERRINGLOER (1932) sur les Fourmis (¹).

Voici d'abord les faits communs à presque tous les Arthropodes étudiés :

a) L'ébauche oculaire est généralement ventrale par rapport à

(¹) La régénération de l'œil après sectionnement s'effectue par un mécanisme très voisin du développement normal : je renvoie pour sa description au travail de STEELE (1907).

l'embryon ou à la nymphe : elle se trouve entre l'arête latérale et la face ventrale de l'ébauche céphalique. Il y a quelques exceptions à cette règle, notamment chez les Culicides et Chironomides où, d'après ZAVREL (1906) le disque imaginal de l'œil est postéro-dorsal par rapport aux ocelles larvaires.

b) L'ordre d'apparition des parties est toujours le suivant : système nerveux interne, rétine, organes réfringents. Chez la plupart des Crustacés, le cône cristallin se montre de bonne heure : il est souvent volumineux à l'époque où se forment le rhabdome et les facettes. Les Insectes connus présentent l'ordre inverse : le rhabdome apparaît d'abord, puis l'ébauche du cristallin vient à peu près en même temps que celle des facettes, et ne s'achève que très peu avant l'éclosion. Dans tous les cas, la forme initiale du rhabdome est régulièrement cylindrique.

La pigmentation de l'œil commence toujours par la rétine ; assez longtemps après, les pigments périphériques se colorent à leur tour.

c) L'origine de l'œil et des centres nerveux est purement épidermique. De très bonne heure, l'invagination d'une lame d'hypoderme isole en profondeur l'ébauche des masses optiques internes, puis, plus tard, la partie restée en surface prolifère et donne le disque de l'œil proprement dit.

En dehors de ces caractères généraux, on peut noter quelques divergences importantes :

La différenciation des yeux est plus ou moins *précoce* par rapport à l'âge de l'animal : chez le Homard, l'éclosion a lieu très tôt, quand il n'y a encore ni rhabdomes ni facettes distinctes : ceux-ci n'apparaissent qu'à une mue suivante. L'œil des *Crangon* et de l'Ecrevisse est, au contraire, achevé à la naissance. Les premières ommatidies des Insectes à métamorphoses complètes n'apparaissent généralement que chez la jeune nymphe : tel est le cas des Fourmis et de nombreux Coléoptères. Chez le Dermeste et la plupart des Diptères, la rétine existe déjà, avec son nombre définitif de cellules, dans le disque imaginal oculaire de la larve âgée : les travaux sur la *Drosophile* (notamment ceux de KRAFKA et de HERSH) ont montré que le nombre des facettes et leur taille sont déterminés au troisième jour de la vie larvaire.

L'évolution des éléments réfringents diffère suivant qu'il s'agit d'yeux eucônes ou acônes : le détail en sera donné plus loin à

propos des Fourmis et du *Tenebrio*. L'origine de la cornée ne semble pas encore établie avec certitude chez les Insectes :

Pour R. HESSE (1901), suivi par PHILLIPS et par UMBACH, les cellules pigmentaires distales représentent les homologues exactes des cellules cornéennes fixes et incolores propres aux Crustacés et aux Thysanoures : elles ne se pigmentent que très tard, après avoir assuré à elles seules la sécrétion de la cornée. Notons que chez l'Abeille, comme chez les Fourmis décrites ici, ces éléments pigmentaires paraissent immobiles et rattachés à la cornéule pendant tout le cours du développement : UMBACH constate le même fait sur *Ephestia*.

Pour JOHANSEN (1893), la cornéule est sécrétée par les cellules de SEMPER seules. KIRCHHOFFER (1911) et GÜNTHER (1912) adoptent une opinion moyenne en faisant intervenir à la fois les cellules de SEMPER et les cellules pigmentaires distales. Ce fonctionnement est très possible, surtout chez des Insectes comme le Dytique où les cellules de SEMPER se différencient tardivement. Toutefois, il n'en existe aucune démonstration irréfutable et, de toutes façons, je considère comme insoutenable le point de vue de JOHANSEN : des éléments aussi spécialisés que les cellules cristalliniennes ne peuvent sécréter à la fois le cône et la cornéule, bien différents l'un de l'autre comme composition et structure.

Matériel choisi.

Les stades initiaux restant mal connus, j'ai recherché un matériel favorable à l'interprétation des premières ébauches, et l'ai trouvé chez la nymphe d'une petite Fourmi : *Formicina flava*. Son hypoderme mince, à cellules larges et peu nombreuses, est plus facile à examiner que celui des gros yeux précédemment suivis, où les éléments sont étroits et serrés. De plus, la jeune nymphe de *Formicina* offre tous les passages entre les stades successifs des ommatidies, tandis que les autres groupes ont un développement oculaire très condensé. Une autre Fourmi, *Myrmecina*, constitue aussi un bon matériel, où je n'ai suivi que les derniers stades.

Par ailleurs, je décrirai l'achèvement de l'œil chez *Tenebrio*, assez différent des Fourmis par l'édification de l'appareil dioptrique. Enfin, l'embryon de *Notonecta*, beaucoup moins favorable que les

nymphes précédentes au point de vue histologique, sera brièvement considéré ⁽¹⁾.

2^o Etude de *Formicina flava* (femelles et ouvrières).

Chez cette Fourmi souterraine, de couleur jaune, l'œil est très pigmenté en noir et ses ommatidies ne présentent aucun caractère de régression. La petite ouvrière possède 90 à 100 facettes par œil, et la femelle 380 à 400. La structure des yeux diffère peu de l'une à l'autre : l'ommatidie de la femelle (pl. II, fig. 7) est à peine plus haute que celle de l'ouvrière (fig. 8) et son rhabdome est un peu plus étroit. Elle comprend à l'état adulte quatre cellules pigmentaires cornéennes, quatre cellules cristalliniennes et sept cellules rétinienues. Les chromatophores périphériques sont disposés en réseau, de telle sorte qu'il y en a 16 autour de chaque élément. Le développement de l'œil est aussi très analogue dans les deux cas, tout au plus se montre-t-il un peu plus précoce et plus condensé chez la femelle : aussi me contenterai-je de décrire celui de l'ouvrière (pl. I).

Aspect d'ensemble chez la nymphe. — A ses premiers stades (disque imaginal larvaire et nymphe très jeune) l'ébauche de l'œil ne se distingue que sur des coupes (fig. 1 et 2). Ensuite apparaissent, presque simultanément, une légère convexité d'ensemble externe et une faible pigmentation grise des cellules rétinienues (fig. 3). L'œil est encore incomplet, limité à son lobe ventral, et ses diverses ommatidies sont à des stades variés. Cet état de choses, très fugitif, fait place à un œil coloré en brun (toujours grâce à la rétine seule) et pourvu de facettes distinctes (fig. 4) : à partir de ce moment, l'œil est complet, se borde intérieurement d'une capsule chitineuse périphérique, et tous ses éléments possèdent le nombre de cellules définitif.

Il ne reste plus qu'à parfaire la pigmentation et l'architecture de détail. La nymphe, entièrement blanche jusqu'ici, se colore en jaune sur l'abdomen, pendant que le pigment distal des yeux commence à se déposer (fig. 5). La figure 6 représente l'ommatidie

(1) Le temps dont je disposais ne m'a pas permis de suivre la formation des yeux de Crustacés, pour laquelle j'avais réuni diverses préparations d'*Artemia salina*. Une autre étude concerne la production d'ommatidies nouvelles pendant la croissance : on la trouvera p. 45.

d'une nymphe entièrement jaune, à pigment distal devenu noir. Enfin, l'ouvrière adulte ne diffère de la nymphe âgée que par l'achèvement de la cornéule et du cône (fig. 7 et 8).

Détail histologique. — La figure 1 représente, le plus exactement possible, la structure du bord de l'ébauche oculaire, au stade où toutes les ommatidies ne sont pas encore édifiées : on trouve dans cette partie tous les intermédiaires entre l'hypoderme banal et de jeunes ommatidies à 19 noyaux, où les limites cellulaires sont très vagues.

Dans une cellule hypodermique épaissie (I) il se produit une première division (II, III). Le noyau externe ainsi formé s'hypertrrophie et se divise (VII, VIII) : d'où deux, puis quatre cellules réfringentes, toujours à gros noyaux, qui persistent assez longtemps sans modification (fig. 2 et 3).

D'autre part, le noyau interne se divise rapidement (IV, V) et presque aussitôt il y a bipartition de l'élément distal ainsi formé, qui donnera finalement huit noyaux (VIII, *np*), points de départ des cellules pigmentaires périphériques. A un stade non repéré, sans doute intermédiaire entre les figures 3 et 4, ces huit cellules se divisent encore une fois pour aboutir au nombre adulte 16 des éléments pigmentaires distaux (*np*, 4 *a*).

Il reste à considérer le noyau le plus interne, situé près de la membrane basale hypodermique. Lui aussi entre en division (VI, VIII) et donne les volumineux noyaux rétinien (*nr* de la fig. 1). Les coupes transversales étant fort peu lisibles à ce stade, il m'est impossible de préciser si le nombre adulte de sept cellules par rétine est initial ou provient de la régression d'un des huit premiers noyaux.

Dès le stade VIII de la figure 1, l'emplacement du rhabdome (*rh*) est marqué par une colonne axiale plus transparente que le reste, sécrétée par le syncytium rétinulien ; la structure définitive de cette colonne n'apparaît que dans la figure 4.

Pendant ces transformations, les masses optiques internes ont déjà pris une grande importance, et on y reconnaît les trois parties essentielles : *périopticum*, *épipticum*, *lobule interne*. Ne les étudiant pas ici, il me suffira de noter le moment où la jeune ommatidie se raccorde au périopticum par l'émission de prolongements nerveux centripètes : ce raccordement est visible dès le stade VII de la figure 1.

La suite du développement, assez simple, peut se décrire en séparant les diverses parties :

Les quatre cellules réfringentes distales se divisent : on obtient un groupe périphérique à gros noyaux (*ncr*, fig. 4) et cytoplasme hyalin : ce sont les quatre cellules cristalliniennes, et un groupe central à cytoplasme plus opaque correspondant aux quatre cellules cornéagènes. Dès ce stade, il y a sécrétion d'une partie du cône réfringent (*cr*). La cornéule est déjà incurvée en facette. Sa sécrétion, assurée auparavant par les cellules distales indifférenciées, doit maintenant se localiser aux éléments opaques, futures cellules pigmentaires cornéennes.

Peu à peu, les cellules cristalliniennes s'atrophient, au fur et à mesure de l'extension du cône, et bientôt ne touchent plus la cornéule. Chez l'ouvrière adulte (pl. II, fig. 8) elles sont très réduites, et chez la femelle je n'ai pu les mettre en évidence. D'autre part, les cellules cornéennes, longtemps épaisses, se chargent de pigment et diminuent à leur tour après le changement de forme de la cornéule qui caractérise le passage à l'imago (pl. I, fig. 8). On retiendra de cet exposé l'allure primitive des cellules cornéagènes des Fourmis, dont la place et le volume relatif rappellent le cas des Crustacés ⁽¹⁾.

Les seize cellules pigmentaires périphériques s'allongent progressivement et s'organisent en manchon assez peu mobile autour de l'ommatidie. La rétine s'allonge beaucoup pendant les dernières phases du développement, passant de 11 à 39 μ . Le rhabdome, cylindrique au début, fusiforme ensuite, reprend sa forme initiale chez l'adulte.

Dans son travail sur les yeux réduits des Dorylines (1932), WERRINGLOER donne quelques stades tardifs des ommatidies de *Formica rufa*. Mes résultats sont en bon accord avec les siens, sauf pour l'interprétation des cellules distales ⁽¹⁾. Je reviendrai page 116 sur les yeux atrophies des Fourmis, et montrerai, chez *Solenopsis fugax* pl. II, fig. 1), l'identité entre les cellules hypo-

(1) L'étude du développement complet de la cornée me pousse à contredire l'interprétation de WERRINGLOER, qui intervertit, par rapport à mes résultats, les cellules cornéagènes et cristalliniennes de *Formica rufa*. Cette erreur est due à la position peu usuelle des cellules cristalliniennes des Fourmis, qui ne sauraient être cornéagènes, puisqu'elles se séparent précocement de la cornéule.

dermiques banales et les cellules cornéennes : nouvelle preuve de l'exactitude des interprétations ci-dessus.

Etude de Myrmecina graminicola (ouvrière).

L'ommatidie de l'ouvrière adulte est incomplètement développée dans sa portion distale (voir p. 116). Le début de son édification se montre très semblable à celui de *Formicina*. La figure 2, planche II, représente 4 éléments au stade 19 cellules (4 réfringentes distales CS, 8 futures pigmentaires *np*, 7 rétinienues *nr*), stade presque identique à la figure 2 de la planche I. La capsule chitineuse interne périoculaire (K) est déjà sécrétée par l'hypoderme, c'est-à-dire un peu plus précocement que celle de *Formicina*.

Ici encore, on passe très vite au stade 31 cellules, et il ne m'a pas été possible de trouver des passages entre la figure 2 et la figure 4, où il y a 8 cellules distales et un début de cône cristallin. Chez l'ouvrière adulte, les cellules cornéennes et cristalliniennes sont bien moins réduites que dans le cas précédent, et le manchon pigmentaire périphérique reste peu différencié, accolé à la rétine et sans doute incapable de migration.

3° Etude de *Tenebrio molitor* (pl. III, fig. 4 à 9).

L'œil adulte (fig. 16) comprend environ 500 facettes. Les cellules hypodermiques de ce Coléoptère, étroites, particulièrement serrées dans le disque imaginal, rendent délicate l'interprétation des coupes. Je commencerai au stade où la très jeune nymphe, encore molle, ne présente pas trace d'yeux extérieurement.

Les premières ébauches oculaires sont antérieures et ventrales sur les côtés de la tête, et l'accroissement se fait vers l'arrière et la face dorsale. Ici, les transitions ne sont pas insensibles d'une zone à l'autre : les ommatidies apparaissent par bouquets isolés, voisinant avec des plages hypodermiques à peine modifiées : le déterminisme de ces irrégularités mériterait de nouvelles recherches, car, dans les autres développements connus, la morphogénèse de l'œil est, soit très progressive (Crustacés, Fourmis), soit complète et synchrone pour toute la surface à couvrir (Dermeste, Lépidoptères).

Le plus jeune stade repéré est celui de la figure 4 : l'ommatidie, recouverte simplement par la cuticule nymphale (*cn*) montre de volumineuses cellules distales (mères des parties dioptriques) et des éléments pigmentaires périphériques nombreux, presque identiques à l'hypoderme banal.

Ensuite, ces éléments indifférenciés, et peut être aussi les initiales dioptriques, commencent à sécréter la cornéule imaginale (5, *c*), pendant que la rétine, déjà pourvue des sept cellules définitives, se charge de pigment clair (*pr*) à son extrémité distale : le contour incomplet de l'œil apparaît en gris sur la nymphe blanche.

Ultérieurement, le contour oculaire s'achève, et toutes ses parties prennent l'allure de la figure 6. Les noyaux des cellules dioptriques se gonflent beaucoup (état préliminaire à la prophase). Le pigment rétinien est partout brun. La jeune cornéule reste mince et plate.

Le principal changement à venir est la division des cellules réfringentes, tout aussi difficile à saisir que les Fourmis. Il se sépare quatre cellules cornéennes, très aplaties contre la cornéule (*nc*, fig. 7), et quatre grosses cellules de SEMPER, dont le cytoplasme est homogène et transparent (*ccr*). Le rhabdome, étroit et peu colorable aux stades antérieurs, devient large, éosinophile, et vaguement strié en travers. Au milieu des cellules pigmentaires toujours incolores, il reste parfois une grosse cellule de l'hypoderme larvaire en voie d'élimination. La cuticule nymphale se colore en jaune orangé.

L'ommatidie ayant atteint sa composition définitive, il ne reste à former que le pigment noir périphérique : celui-ci apparaît très brusquement, chez les nymphes de couleur rougeâtre (fig. 8). Les cellules cornéennes sécrètent la couche interne basophile de la cornée. Comme chez les Fourmis, la fin de la vie nymphale est marquée par l'achèvement des parties réfringentes : grand épaissement cornéen, étalement des cellules de SEMPER. On voit nettement chez l'adulte une cellule basale (*b*, fig. 9) qui se rattache au système pigmentaire périphérique.

En résumé, *Tenebrio* montre une différenciation tardive des cellules réfringentes et l'absence du cône cristallin.

4° Développement de *Notonecta maculata* (fig. 4 et pl. V).

L'apparition de l'œil est précoce chez l'embryon; bien qu'il s'écoule un à deux mois entre la ponte et l'éclosion dans mes élevages, dès le 15^e jour on distingue, à travers la coque de l'œuf, un



Fig. 4. — Coupe transversale d'un œuf de *Notonecta maculata*, au niveau des yeux, quinze jours avant l'éclosion ($\times 50$). Le schéma inférieur indique l'orientation de la coupe; *b*, bec de l'animal; *c*, ciment de fixation de l'œuf; *e*, zones hypodermiques où se préparent les nouvelles ommatidies (on distingue une zone ventrale très épaisse et une zone dorsale étroite); *o*, partie de l'œil où les ommatidies sont complètes; *p*, coque de l'œuf. Le système nerveux est figuré en grisé.

croissant brun représentant l'ébauche oculaire (pl. V, *b*, *c*). A ce stade, les muscles et le tube digestif de la Notonecte sont loin d'être achevés.

Une coupe transversale de la tête à ce stade (fig. 4) montre deux régions bien délimitées : sur les côtés, un ensemble d'ommatidies déjà très avancées (*o*) et, plus ventralement, une zone génératrice (*e*), simple masse d'hypoderme épaissi. Il n'y a aucun passage entre ces deux parties : le développement, très saccadé, se fait par différenciation brusque de plages successives dans la zone génératrice ventrale. Cette zone continuera son fonctionnement au cours du premier stade larvaire nageur, pendant lequel sa prolifération restera très active (le nombre des facettes passe de 800 à 1.500 à la première mue), puis disparaîtra : la suite de la croissance oculaire sera due à une zone dorsale (*e*), déjà visible chez l'embryon où elle est peu importante.

Le détail histologique est assez difficile à mettre en évidence, car les cellules, très petites, se chargent d'inclusions huileuses éosino-philés qui persisteront jusqu'à l'adulte (*ge*, pl. V). D'autre part, nous venons de constater l'absence de transition entre les zones formatrices de l'œil.

En *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, pl. V, sont figurés les principaux stades durables des ommatidies ; chacun peut s'observer pendant quelques jours de la vie embryonnaire, et passe au suivant au cours d'une phase très fugitive. Comme chez *Tenebrio*, les cellules pigmentaires périphériques restent longtemps à l'état d'hypoderme incolore ; les premières spécialisations ne se produisent que dans la rétine et les éléments réfringents. Au début, ces deux parties sont encore unies en un syncytium, où les futurs noyaux rétiniens ne diffèrent pas de ceux des cellules de SEMPER (*a*) ; le nombre de ces noyaux est déjà définitif (douze par ommatidie). Le système nerveux optique comprend déjà les trois masses principales.

En *b*, une limite se forme entre la rétine et les cellules de SEMPER, mais le cytoplasme de celles-ci est toujours granuleux. Le rhabdome, mince colonnette hyaline, est visible. En *c*, les cellules réfringentes prennent une forme propre, et leur cytoplasme s'éclaircit (elles jouent le rôle de cristallin dans l'œil acône des Hémiptères). Il apparaît sur leur bord deux éléments nouveaux (cellules pigmentaires distales ou cornéennes), sans qu'il me soit possible d'affirmer que ces cellules distales proviennent de la division des cellules de SEMPER. La rétine se charge de pigment rougeâtre. En *d*, cette évolution se poursuit ; la cornéule acquiert une convexité autonome et s'augmente d'une couche interne plus colorable, sans doute

sécritée par les cellules pigmentaires distales, maintenant pourvues de pigment brun. Le pigment périphérique se dépose à son tour, et le rhabdome s'élargit distalement.

On arrive ainsi au stade *e* où les ommatidies, comprimées entre la coque de l'œuf et la tête gonflée de l'embryon, se tassent sur elles-mêmes. Leur constitution est définitive : quatre cellules de SEMPER, deux pigmentaires cornéennes (*pa*), huit cellules rétinuliennes, dont deux petites et proximales (fig. Ad. ♀, *l*), et un manchon de seize cellules pigmentaires interstitielles, commun à sept ommatidies (*pp*). Le rhabdome est épaissi et divisé en six rhabdomères séparés, limités à la moitié distale de la rétinule, dont la moitié basale ne contient qu'un mince filament axial éosinophile.

Tel est l'état très peu avant l'éclosion de la Notonecte. Les ommatidies se gonflent à la naissance ; chez la jeune larve nageuse (fig. 1, pl. V), il y a un allongement rapide de la rétinule et des cellules réfringentes décomprimées, coïncidant avec une absorption d'eau par la larve. On trouvera p. 62, la description de la croissance ultérieure.

5° Résumé du développement oculaire.

La partie la plus nouvelle de ce chapitre concerne les premiers stades de l'œil de *Formicina flava*, où j'ai pu suivre les divisions initiales des cellules hypodermiques et la filiation ultérieure des zones de l'ommatidie. Il faut en retenir la séparation très précoce entre une série proximale, génératrice de la rétinule et des cellules pigmentaires périphériques, et une série distale comprenant les éléments sécréteurs de la cornéule et du cône (¹).

La lignée rétinienne évolue très vite : peu après avoir formé son rhabdome, la rétinule commence à se charger de pigment. Au contraire, la spécialisation des autres cellules reste tardive : le nombre définitif de noyaux s'établit dans la partie distale bien après les divisions rétinienues. On assiste à l'établissement de quatre cellules cornéagènes, sœurs de quatre cellules cristalliniennes, puis à

(¹) La séparation de ces deux séries apparaît aussi très nettement sur les figures données par MOROFF chez *Palæmon* en 1912, surtout dans la fig. 4, pl. XXIX, mais l'auteur n'a pas interprété clairement ce phénomène.

la sécrétion du cône et de la cornéule, qui ne s'achève que très peu avant l'éclosion de l'imago. De même, le pigment noir périphérique n'apparaît que dans l'œil presque définitif.

Un autre Insecte, *Tenebrio molitor*, montre une séparation encore plus tardive entre les deux parties dioptriques : cellules cornéennes et cellules cristalliniennes ou de SEMPER. Ces dernières ne forment pas de cristallin distinct : l'œil reste acône. Chez *Notonecta maculata*, également acône, les diverses cellules sont achevées bien avant l'éclosion de l'œuf et leur développement est beaucoup plus condensé.

Au sujet des ganglions optiques, dont l'ébauche est plus précoce que celle de la rétine externe, deux points de vue se sont fait jour dans ces dernières années :

Depuis les expériences classiques de régénération de HERBST (1900 à 1917), divers spécialistes de l'embryologie oculaire (WOLSKY et HUXLEY, 1934-1936, PLAGGE, 1936) ont admis la nécessité d'un stimulus ganglionnaire pour l'achèvement morphologique des ommatidies. Il y aurait un « courant de détermination », allant du système nerveux à la périphérie.

D'autre part, CHEVAIS (1937), greffant des disques oculaires imaginaires en un point quelconque du corps des larves de *Drosophile*, constate que ces ébauches, privées de connection avec le système nerveux, forment des ommatidies pratiquement normales. Donc, si le disque imaginal a reçu un « courant de différenciation », ce courant est antérieur au prélèvement de l'ébauche, c'est-à-dire au 4^e jour de la vie larvaire.

Les constatations histologiques faites sur *Formicina* et *Tenebrio* dans le présent chapitre viennent à l'appui du second point de vue. Les jeunes ommatidies en place, déjà pourvues de rhabdomes et même parfois de pigment rétinien, sont encore séparées des ganglions optiques : ce n'est qu'à un stade relativement avancé que les neurones rétiniens poussent une connection fibrillaire vers le centre de la masse nerveuse moyenne. En somme, l'absence de système nerveux ne suffit pas à expliquer l'absence de rhabdomes ou la dissociation des cellules rétiniennes chez les yeux atrophiés. Pour l'étude de ceux-ci, le système optique peut se diviser en trois zones, de plus en plus tardives au cours du développement : masses nerveuses internes (lobule optique et épipticum), partie rétinienne

pigmentée (lame ganglionnaire externe et rétinales), organes réfringents (cornée, cristallins).

La différenciation plus lente des parties externes peut s'expliquer, en première analyse, par leurs conditions de nutrition et d'oxygénation moins favorables que celles des régions internes pourvues de réseaux sanguins.

CROISSANCE DES YEUX COMPOSÉS

Trois points de vue principaux peuvent guider un travail sur la croissance :

Le premier, synthétique, consiste à rechercher des lois élémentaires d'accroissement applicables à l'ensemble des organismes, à traduire sous forme de courbes moyennes et de relations mathématiques les rapports entre les diverses parties d'un être, ou entre ses constituants chimiques, au cours de son existence. Cet ordre de recherches, très développé actuellement depuis les travaux de DUBOIS, LAPICQUE, BRODY, SCHMALHAUSEN, HUXLEY, TEISSIER, et bien d'autres, aboutit aujourd'hui à un ensemble de représentations qui cadre avec beaucoup de faits.

Le second plus physiologique, amène à déceler, par l'examen des courbes de croissance, les phases critiques et autres changements d'état interne non reconnaissables par une description qualitative. Ce point de vue conduit à des résultats moins généraux, mais renseigne mieux sur l'être envisagé.

En troisième lieu, la croissance est considérée, non plus en elle-même, mais comme guide pour la zoologie et l'anatomie comparée : soit qu'un certain type d'accroissement caractérise un groupe entier, soit que la taille et la structure aberrantes de quelques organes résultent d'anomalies dans l'évolution post-embryonnaire.

Ces trois tendances sont représentées dans le présent chapitre. La première à cause de l'intérêt biométrique des yeux composés : d'une part, le nombre des facettes est proportionnel au nombre des cellules de l'œil, d'autre part, la rigidité géométrique des ommatidies donne une précision assez rare aux mesures cellulaires de leurs éléments. On verra que, pour certaines parties au moins, la croissance linéaire est relativement simple par rapport à celle du corps de l'animal. Pour d'autres cellules visuelles, les phénomènes sont plus complexes, mais donnent quelques indications utiles sur les

changements d'état intervenus, ce qui nous fait passer au second point de vue indiqué.

Enfin, j'aurais voulu développer amplement la troisième phase de cette étude, c'est-à-dire l'examen de croissances incomplètes comme origine possible des yeux réduits. Quelques indications sur des Crustacés Décapodes à petits yeux, seul matériel utilisé ici, représenteront une première tentative dans cette voie.

Terminologie de la croissance relative.

Le vocabulaire employé pour décrire la croissance varie suivant les auteurs. Récemment, HUXLEY et TEISSIER (1936) ont proposé une nomenclature commode, tendant à l'unification des termes. J'adopterai ici les conventions précisées dans cette note, en y introduisant une légère amélioration apportée par Ch. PÉREZ (1936).

Voici, brièvement résumés, les principes suivis dans ce chapitre :

1° Quand un organe croît proportionnellement au corps entier, ou à une partie choisie comme référence, il y a *isométrie*.

L'isométrie exacte est un phénomène assez rare dans la nature : le plus souvent, la croissance d'un organe est plus ou moins différente de celle du corps : il y a *allométrie*. Si le taux de croissance considéré est supérieur à celui de l'organe de référence, l'allométrie est dite *majorante* ; s'il est inférieur, on parle d'allométrie *minorante* (ces deux derniers termes sont proposés par Ch. PÉREZ).

Enfin, dans certains cas, l'organe décroît pendant que le corps augmente : c'est un phénomène d'*énantiométrie*. On en trouvera quelques exemples dans les yeux composés.

2° La croissance d'un organe de dimension y par rapport à celle d'un organe de dimension x se traduit souvent de façon satisfaisante par la relation $y = bx^\alpha$, où b est une constante qui dépend des unités de mesure et α caractérise le type d'allométrie. α est supérieur à 1 dans le cas d'allométrie majorante, égal à l'unité s'il y a isométrie, inférieur à 1 pour l'allométrie minorante. HUXLEY et TEISSIER appellent α : *constante d'équilibre* (anciennement : constante de dysharmonie) et b : *indice origine*. En coordonnées logarithmiques, la relation $y = bx^\alpha$ se traduit par une droite de pente α et d'ordonnée à l'origine $\log b$ (exemple : graph. 5, droite II, p. 53).

3° Beaucoup de croissances se divisent en plusieurs phases, cha-

cune d'entre elles correspondant à une valeur particulière de α , sans changement de b . Les stades de transition entre deux phases sont appelés : *stades critiques* (exemple : stade V du Grillon domestique, courbe I du graphique 3, p. 51). Plus rarement, il y a *discontinuité* entre deux phases, traduite par un changement de b sans grande modification de α (exemple : cornée du Grillon, courbe II du graph. 2).

4° Pour l'étude spéciale de l'œil des Arthropodes, je désignerai ici par N le nombre de facettes, par f le diamètre moyen d'une facette, et par h la hauteur totale de l'ommatidie.

Historique des recherches sur l'accroissement des yeux composés ⁽¹⁾.

Malgré sa constitution très favorable aux mesures, l'œil à facettes est resté peu étudié au point de vue biométrique. TEISSIER constatait déjà cette pénurie de recherches en 1931, et depuis lors je n'ai pu relever aucun nouveau travail, mes propres notes mises à part. Toutes les publications sur la croissance des yeux se placent entre 1914 et 1931, sauf la note très récente de WELSH et CHACE (1937).

En 1914, JÖRSCHKE, dans son gros mémoire sur l'œil des Orthoptères, donne des figures d'ommatidies chez le nouveau-né et l'adulte de *Phyllodromia germanica* et de *Dixippus morosus* : elles permettent d'établir les taux d'accroissement des diverses cellules d'un bout à l'autre de l'existence. Il en est de même des quelques chiffres fournis par BERNHARDS (1916) sur l'Écrevisse (largeur et nombre des facettes à divers stades). Notons ici, bien qu'il ne s'agisse pas d'un œil composé, l'intéressant travail de BÉLEHRADEK et HUXLEY sur *Gammarus Chevreuxi* (1930). On y voit l'influence du sexe et de la puberté sur la croissance oculaire externe.

SZTERN (1914) mesure les yeux de *Sphodromantis bioculata*, et PRZIBRAM (1930) complète ces résultats et publie des conclusions relatives à la même Mante. Il est difficile de tenir pour certaines les données de ces auteurs, vu l'imprécision des méthodes employées.

(1) Pour l'historique général sur la croissance, je renvoie aux ouvrages de HUXLEY (1932) et TEISSIER (1931-1934).

Sur une exuvie de Mante, il photographie une file médiane de facettes, puis la mesurent sur le négatif. D'autre part, pour compter le nombre d'ommatidies, il mettent au point sur un « demi-grand cercle horizontal de l'œil » et déduisent le nombre total de celui compté sur ce cercle, en supposant l'œil hémisphérique. Ces procédés me paraissent peu applicables à l'œil d'une Mante, particulièrement éloigné de la forme hémisphérique et souvent déformé sur les exuvies. Quoiqu'il en soit, PRZIBRAM conclut à l'existence de deux phases dans la croissance :

1° La surface de chaque facette croît comme la longueur du corps ($\propto 1,26$ à chaque mue), mais le nombre d'éléments reste fixe.

2° Le nombre des facettes double en trois mues, mais leur surface n'est multipliée que par 1,26 dans le même temps. Je reprendrai ces conclusions p. 96, en les comparant aux miennes propres.

TEISSIER (1926, 1931) étudie le diamètre oculaire chez le Lucane et le Dixippe, puis la largeur des facettes chez les Insectes *Periplaneta orientalis*, *Dixippus morosus*, *Notonecta*, et les Crabes *Pachygrapsus marmoratus* et *Carcinus moenas*, par mesure directe. Il aboutit aux résultats suivants :

1° Le diamètre oculaire de la Blatte et du Notonecte croît isométriquement à la longueur du corps, celui du Dixippe plus lentement ($\alpha = 0,48$).

2° La surface d'une facette croît moins vite que la longueur du corps (α va de 0,65 à 0,95 suivant les espèces).

De plus, sans avoir fait de mesures personnelles, TEISSIER expose quelques prévisions théoriques sur le nombre, la taille et le volume des ommatidies. Ces considérations quantitatives seront examinées de plus près parallèlement aux résultats de mes mesures.

WELSH et CHACE (1937) donnent un graphique où sont représentés quelques stades de quatre Crevettes de grande profondeur (Acanthephyrides), au point de vue du diamètre oculaire. On trouvera ces résultats p. 93.

Choix du matériel étudié.

Les parties internes de l'œil étant laissées de côté dans les travaux antérieurs, j'ai tenu à prendre un matériel favorable à leur étude.

Peu d'Arthropodes conviennent à ce travail : il faut des espèces faciles à élever, ou communes dans la nature à tous les stades, présentant des facettes régulières, de nombre peu élevé, des ommatidies assez grandes et assez consistantes pour être dissociées sous le binoculaire et mesurées facilement. J'ai trouvé ces conditions réunies chez trois Insectes : le Grillon domestique (10 stades larvaires), *Notonecta maculata* et *Schistocerca gregaria* (5 stades larvaires). D'autre part, les Crustacés Décapodes, de croissance très lente, sont plus difficiles à suivre en élevage : pratiquement, j'ai disposé de lots de plusieurs centaines d'individus pour *Galathea squamifera* et *Macropodia rostrata*, récoltés à Roscoff.

Le choix de ces espèces a été influencé aussi par les connaissances assez détaillées déjà acquises sur leur croissance générale : les stades critiques de celle-ci sont souvent établis avec précision. De plus, pour l'interprétation des yeux réduits, *Galathea squamifera* appartient à un groupe riche en formes abyssales microphthalmes, et *Macropodia* est un Crabe oxyrhynque voisin de quelques-unes des espèces de profondeur si bien décrites par DOFLEIN (1904) : il était donc utile de suivre la croissance oculaire normale dans ces deux groupes.

Pour la technique des mesures et sa précision, je renvoie le lecteur aux pages 7 à 9. Le nombre des individus examinés sera noté dans chaque cas.

La position des ommatidies initiales, de même âge que l'animal et présentant la plus longue croissance, sera également définie. Pour chaque espèce, l'ordre suivi sera toujours le suivant : rappel de la croissance générale, morphologie de la croissance oculaire, taux d'accroissement des parties de l'œil, croissance relative de ces parties comparées au corps.

1° Croissance de *Gryllus domesticus*.

(Avec les figures de texte 5 à 7, planches V et VI,
graphiques 1 à 5, tableaux II et VIII.

a. Croissance générale.

L'accroissement du corps de ce Grillon a été suivi très soigneusement par CAPPE DE BAILLON (1920). Voici ses principaux résultats :

Le nombre de stades larvaires varie de 9 à 11 suivant les conditions d'élevage. Chaque stade dure 3 à 20 jours, et la taille finale de l'adulte est très variable. Le principal facteur de variation est la température. CAPPE DE BAILLON prend pour type une série à 11 stades : au cours des trois premiers, les deux sexes sont difficiles à séparer car l'ovipositeur femelle n'apparaît qu'au quatrième.

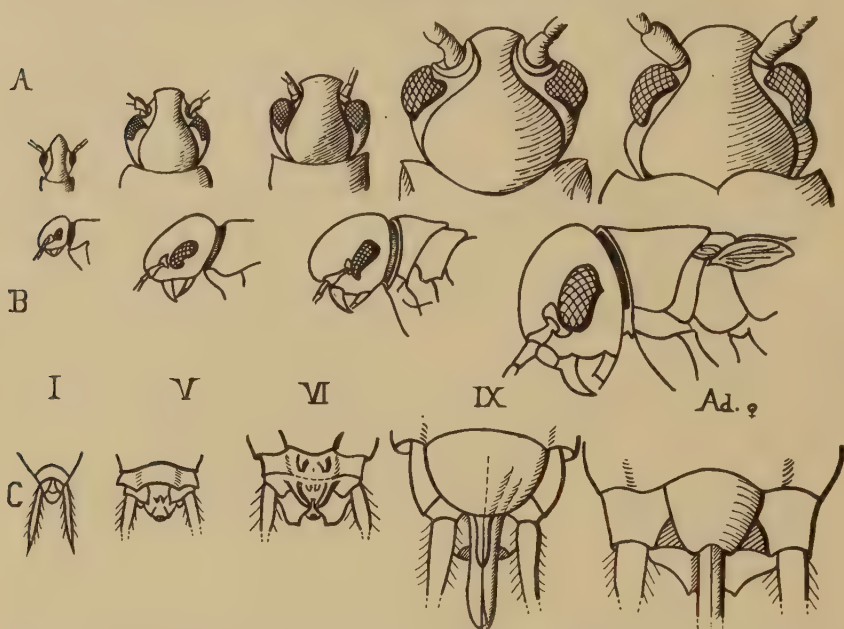


Fig. 5. — Schémas des principaux stades du Grillon domestique ♀. Les chiffres romains indiquent les stades. A : Têtes vues dorsalement; B : têtes vues de profil; C : état de l'oviscapte.

Dans mes propres élevages, faits à une température de 34°, le nombre des stades larvaires se réduit à 10 ⁽¹⁾. Les tailles des individus montrent qu'il y a suppression du stade IV sur les 11 indiqués par le savant belge. Par contre, l'apparition externe de l'ovipositeur des femelles est retardée : elle ne se produit qu'au cinquième stade (fig. 5) : à température relativement haute, la croissance banale purement quantitative est accélérée, mais la différenciation interne des ébauches sexuelles est retardée. Au sixième stade paraît une

⁽¹⁾ Le nombre des stades est assez difficile à mettre en évidence, car les Grillons dévorent leur exuvie peu après chaque mue,

modification importante de la tête, dont la forme s'élargit (fig. 5, A, V et VI). Au neuvième (avant-dernier stade larvaire), les fourreaux alaires latéraux se différencient (fig. 5, B, IX). Notons que la maturité génitale semble acquise dès ce neuvième stade, d'après CAPPE DE BAILLON. La taille est très voisine d'un sexe à l'autre. Voici, en résumé, les tailles des Grillons aux stades successifs, chaque nombre étant la moyenne entre ceux d'une quinzaine d'individus ♀ pris au début du stade :

Stade	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Ad. ♀
Durée en jours à 34°	2	2	2	3	3	3	4	4	5	7	
Taille moyenne ♀ (mm)	2,05	3,1	4,5	5,8	7,5	9,6	11,5	13,0	15,4	17,2	20,4
Taux d'accroissement		1,5	1,4	1,3	1,3	1,3	1,3	1,13	1,18	1,12	1,18

Le taux d'accroissement après chaque mue baisse progressivement de 1,5 à 1,12 quand l'âge de l'animal augmente. La moyenne des taux est égale à 1,26, coefficient très répandu chez les Arthropodes qui ne changent pas beaucoup de forme avec l'âge.

Dans ce qui va suivre, je me bornerai à l'étude des femelles, sauf pour le nombre des facettes, à propos duquel on verra la grande analogie de croissance oculaire chez les deux sexes. A chaque stade, j'ai mesuré les ommatidies de cinq femelles différentes.

b. Morphologie de la croissance oculaire.

Il n'est pas sans intérêt d'observer avec quelque détail l'aspect externe des yeux au cours des stades successifs : la forme et la taille prises par les facettes révèlent la direction et l'intensité relative des forces superficielles appliquées sur la cornée, et peuvent renseigner sur les changements de plasticité de celle-ci. La figure 6 schématise ces modifications : j'y ai représenté, en respectant les proportions réelles, les zones ajoutées autour de l'œil à chaque mue. A la surface d'une zone sont figurées quelques facettes, non point à leur état adulte, mais avec la taille initiale mesurée lors de leur apparition externe : donc, seule la zone propre à l'adulte (Ad.) contient des éléments de largeur définitive. En I, j'ai figuré l'état

final d'une facette de la région la plus ancienne, pour donner une idée de la croissance totale dans cette partie.

L'extension de l'œil va de l'angle postéro-dorsal de la tête à l'angle antéro-ventral : les zones d'accroissement sont comprises

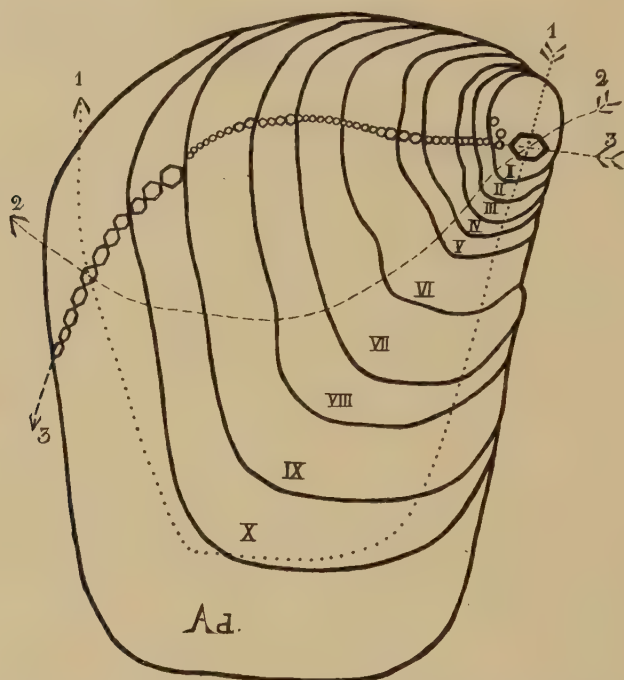


Fig. 6. — Schéma du mode d'accroissement externe de l'œil gauche chez le Grillon domestique. Les facettes de cette figure sont représentées, non point sous leur forme adulte, mais sous l'aspect où elles apparaissent à l'extérieur après les mues. En I est dessinée une grosse facette de l'adulte, pour comparer avec les éléments ronds initiaux. Les chiffres romains (I à X et Ad.) désignent les zones supplémentaires apparues sur les bords de l'œil aux stades successifs. Le contour de ces zones est figuré à l'échelle : $\times 65$. Les facettes sont plus grossières, de manière à montrer leur forme. Dans la zone I (œil à la naissance), elles sont circulaires et espacées. En II, facettes circulaires mais plus comprimées. En III, facettes carrées (comprimées suivant les directions 1 et 3). En IV et V, facettes de plus en plus régulièrement hexagonales (apparition de la direction de croissance n° 2).

entre l'œil et la base de l'antenne (fig. 5, B). Initialement (fig. 6, I), l'œil est très convexe et ses facettes, arrondies, sont largement séparées les unes des autres. A la première mue se montre un croissant antérieur (II) où les jeunes facettes, contiguës, sont plus

comprimées. Après la deuxième mue, les nouveaux éléments sont carrés (III) : cela traduit deux directions orthogonales de compression (1 et 3). La zone parue au stade IV contient des facettes sub-carrées, légèrement tronquées normalement à une troisième direction (2). Enfin, au stade V, les facettes néoformées, ainsi que celles du reste de l'œil, sont devenues régulièrement hexagonales.

Les poussées suivantes d'ommatidies ne diffèrent entre elles que par le nombre et le diamètre des facettes. On verra p. 48 ce qui concerne leur nombre. Quant à leur diamètre, il est d'autant plus faible que le nombre est plus grand, ce qui apparaît sur la figure 6 : par exemple, les facettes supplémentaires de la huitième mue (IX) sont petites et serrées, celles du stade suivant (X) grosses et peu nombreuses.

Pour terminer cette description externe, il reste à noter les contours des facettes sur l'œil adulte : ce sont des hexagones, pratiquement réguliers dans la région centrale, mais un peu comprimés sur les bords : la compression est maximum perpendiculairement à la direction 2, et minimum perpendiculairement à la direction 3 : ces tendances se sont manifestées sans arrêt depuis le stade IV.

Intérieurement, la différenciation des ommatidies nouvelles se fait par saccades, réglées par le rythme des mues successives : sans doute, la décompression locale amenée par une mue favorise un renouveau de divisions cellulaires et permet aussi l'allongement des jeunes éléments formés au stade antérieur.

La figure 7 représente une coupe de la tête d'un Grillon au cinquième stade, et l'œil y montre clairement les diverses phases de sa croissance. Le secteur IV est la partie déjà fonctionnelle au stade précédent ; en V, on voit les éléments nouveaux, un peu plus larges, et en VI un bouquet d'ommatidies très serrées, déjà prêtes sous la cuticule opaque et qui vont apparaître à la mue suivante. Enfin, une zone embryonnaire, E, contient les ébauches des parties postérieures au sixième stade. La planche VI montre la même région, plus grossie : les ommatidies du sixième stade, très comprimées latéralement ont une forme singulière, et leurs rhabdomes ne semblent pas complètement différenciés, mais le nombre et la hauteur des cellules sont définitifs. Dans la zone E, on peut distinguer deux parties : à gauche, trois ommatidies très

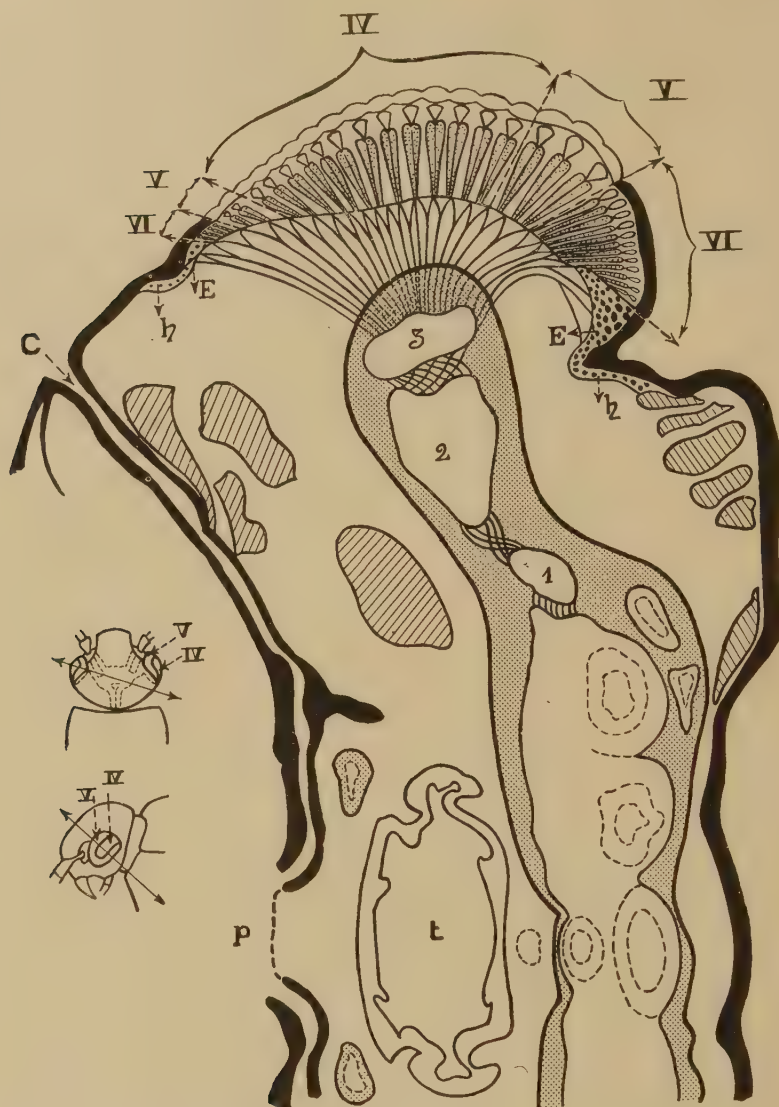


Fig. 7. — Coupe d'une tête de Grillon domestique au stade V (l'orientation de cette coupe est schématisée à gauche), $\times 100$. IV, partie de l'œil déjà fonctionnelle au stade IV ; V, éléments plus volumineux apparus après la quatrième mue ; VI, ommatidies du stade VI, préformées sous la cuticule céphalique ; E, zone génératrice de l'œil pour les stades suivants ; h, hypoderme banal ; c, cou de l'Insecte ; p, région du pronotum ; t, tube digestif. Les muscles sont figurés en hachures, et l'écorce grise du système nerveux en grisé. 1, lobule optique cérébral ; 2, plexus de la rétine profonde ; 3, plexus de la rétine intermédiaire.

jeunes, mais contenant déjà le nombre définitif de noyaux, à droite, de l'hypoderme à peine épaissi.

En résumé, les ommatidies sont complètes dès le stade qui précède leur apparition externe, et les proliférations cellulaires qui leur ont donné naissance doivent être recherchées deux stades auparavant, ou même plus tôt ⁽¹⁾. Cette remarque me servira dans l'interprétation des phases critiques du Grillon.

C. Taux d'accroissement des diverses parties
(voir tableau II, et graphiques 1, 2).

Pendant la croissance totale, où la longueur du corps décuple, la largeur céphalique et la hauteur de l'ommatidie ne sont multipliées que par un peu plus de cinq. Le nombre des facettes, chez la ♀, passe de 145 à 2.400 ($\times 17$). La structure même de l'ommatidie ne change guère, à part une légère réduction des cellules cornéennes et cristalliniennes dans les derniers stades (pl. V).

Les graphiques 1 et 2, ci-contre, n'exigent pas de longs commentaires. Ils sont construits en prenant égale à un la valeur du premier stade, de façon à comparer l'accroissement de toutes les parties. Sur le graphique 1, les faits les plus notables sont les suivants :

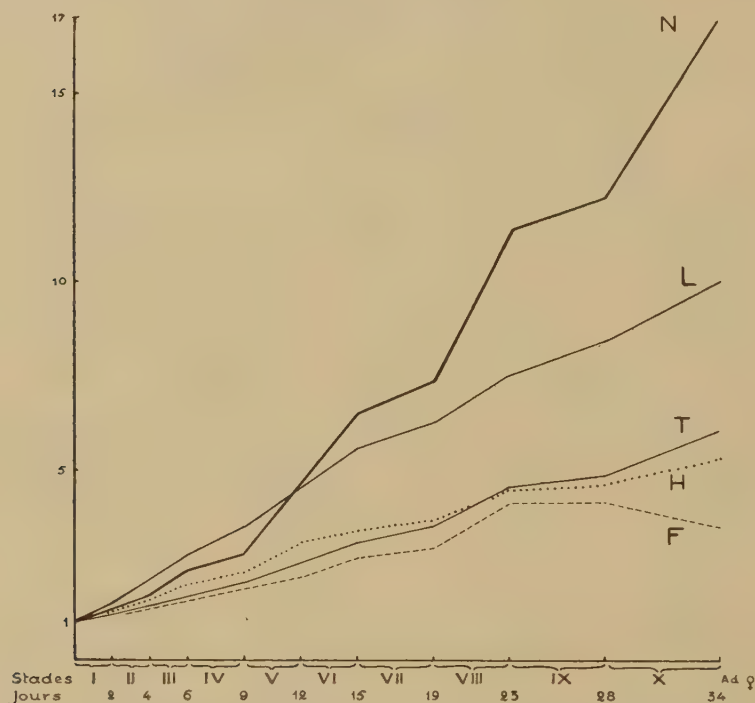
1° *La hauteur de l'ommatidie* augmente sensiblement comme la largeur de la tête, c'est-à-dire deux fois moins que la longueur du corps et un peu plus irrégulièrement que celle-ci.

2° Au cours des deux derniers stades larvaires, *l'accroissement des facettes en largeur* est freiné, puis fait place à un *rétrécissement* : les facettes de la ♀ adulte ont 43 μ de large, au lieu de 47 chez la pseudonymphe. A ces stades, la chitine céphalique est déjà rigide autour de l'œil, si bien qu'une augmentation du nombre des facettes aboutit à une diminution de leur surface. La netteté de la vision ne peut qu'en être améliorée, si l'on admet que les images sont d'autant meilleures que les ommatidies sont plus étroites et plus serrées.

3° *Le nombre des facettes*, proportionnel au nombre des cellu-

⁽¹⁾ Le mécanisme résumé ci-dessus semble très général. Je ne l'ai suivi de près que chez le Grillon, mais un examen plus sommaire de coupes d'yeux chez *Galathea squamifera* et *Notonecta* montre un processus très analogue pour la formation des futures ommatidies.

les de l'organe, augmente de façon très irrégulière : les variations du taux suivent celles de la largeur céphalique pendant les premiers stades, celles de la longueur du corps ensuite, mais avec une bien plus grande amplitude. En réalité, d'après une précédente



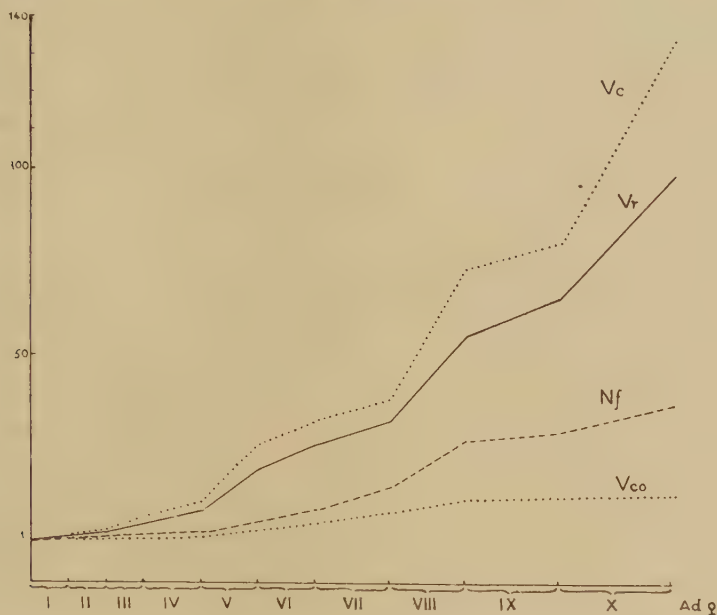
Graphique 1. — Taux successifs de croissance chez *Gryllus domesticus*. En abscisse, stades larvaires cotés proportionnellement à leur durée en jours. En ordonnée, taux de croissance (le premier stade est pris comme unité pour faciliter les comparaisons). Les lignes brisées représentent, non point les accroissements brusques aux mues, mais la préparation de ces accroissements pendant les stades, de façon à mettre en évidence leurs diverses rapidités. N, nombre de facettes; L, longueur du corps; T, largeur de la tête; H, hauteur de l'ommatidie; F, surface externe des facettes maxima postérieures (les plus anciennes).

remarque, une forte augmentation de ce nombre, visible extérieurement aux stades VI, VII, IX et adulte, traduit une intense prolifération hypodermique deux stades auparavant.

Le graphique 2 a trait aux volumes des éléments et à la surface oculaire. Voici les indications principales à en dégager :

4° La sécrétion de la *cornéule* comporte deux phases très lentes, séparées par une phase plus active entre les stades V et VIII.

5° La *surface externe de l'œil* (évaluée d'après celle de N facettes moyennes), atteint dès l'avant-dernier stade une valeur



Graphique 2. — Taux successifs de croissance chez *Gryllus domesticus* (suite du Graph. 1). V_c , volume du cristallin, considéré comme un cône de révolution; V_r , volume de la rétine, considérée comme un tronc de cône; V_{co} , volume de la cornéule, considérée comme un prisme; N_f , surface externe de N facettes moyennes (très voisine pratiquement de la surface réelle de l'œil).

voisine de celle de l'adulte : rappelons que pendant ce stade la maturité sexuelle va être acquise.

6° La *rétinule* et le *cristallin* croissent de façon très analogue, avec un taux un peu plus grand pour ce dernier.

7° Le *volume total de l'œil*, évalué d'après celui de N ommatidies moyennes, est multiplié par 320 au cours de la vie du Grillon. Du parallélisme entre les taux de croissance successifs du nombre de facettes et des volumes rétiniens et cristalliniens, il résulte que les variations de croissance du volume total suivront, en plus

accentué, les changements de ces quantités. Le volume oculaire est multiplié par 1,7 après la première mue, puis par : 1,6 ; 2,1 ; 1,6 ; 2,8 ; 1,4 ; 1,9 ; 2,3 ; 1,15 ; 1,75. La moyenne de ces taux égale 1,84. C'est au cours du stade V, déjà remarqué à divers égards, que se réalise l'accroissement maximum, en relation avec ceux de la largeur céphalique et du nombre de facettes. Par contre, pendant l'avant-dernier stade (IX), il y a ralentissement général de la croissance céphalique : sans doute le métabolisme est-il orienté surtout vers la maturation génitale et l'achèvement des ailes.

D. *Croissance relative.*

(voir graphiques 3 à 5).

Les taux d'accroissement au cours des stades varient de façon analogue pour presque toutes les parties mesurées ; on aboutit, en comparant ces parties entre elles, à des relations simples.

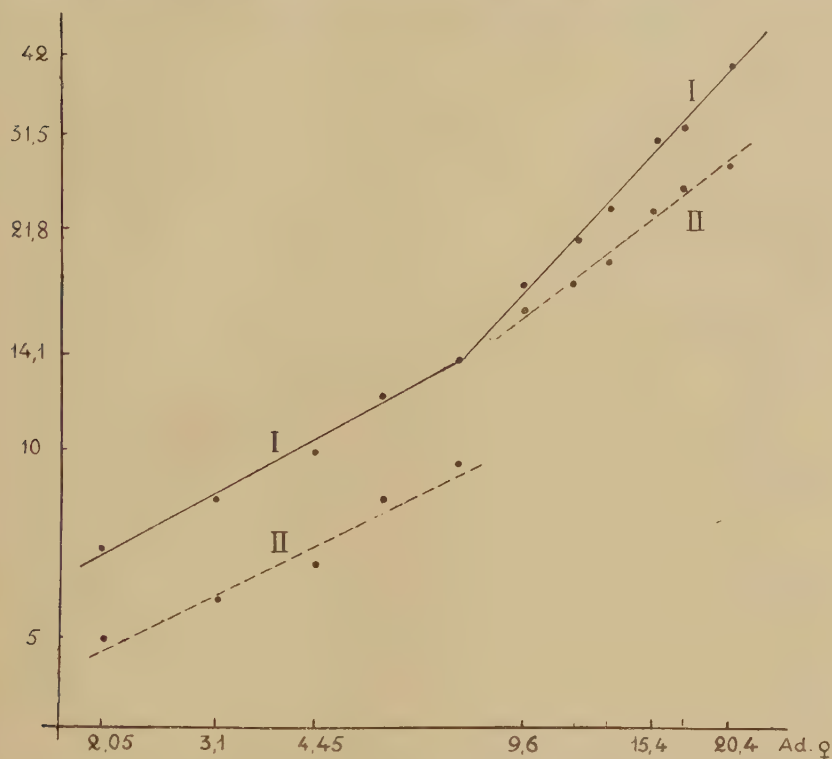
J'ai déjà signalé l'*élargissement céphalique* au sixième stade : à partir de ce moment, la croissance de la tête par rapport au corps change : il y a doublement de valeur de α , qui passe de 0,55 à 1,13 (graph. 3, I). Le stade V est donc critique. Une autre donnée concerne l'*épaisseur cornéenne* : chez le Grillon, comme chez la plupart des Insectes, cette épaisseur égale celle de la chitine céphalique périoculaire, si bien que les changements constatés atteignent une certaine importance. Le graphique 3 (II) révèle deux phases : pendant les quatre premiers stades, $\alpha = 0,5$; au cinquième il y a discontinuité, et passage de α à 0,8.

Ces deux phases vont se retrouver pour l'œil presque entier : l'accroissement oculaire externe suit de très près celui de la tête. Par rapport au corps, la hauteur de l'œil, le nombre et le diamètre des facettes se comportent comme la largeur céphalique, c'est-à-dire montrent un doublement de α à partir du cinquième stade.

Le graphique 4 représente ce processus pour le nombre des facettes. Les mâles ne se distinguent facilement des femelles que pendant la deuxième phase : on voit que leur nombre de cellules oculaires, un peu plus grand que celui des femelles, croît de même façon par rapport à la taille de l'Insecte : α passe de 0,82 à 1,66. Si on le relie à la largeur céphalique, on observe seulement, au stade V, une légère discontinuité, α restant égal à 1,5 (graph. 4, II).

Sur le graphique 5, la *largeur des facettes* (IV) change de

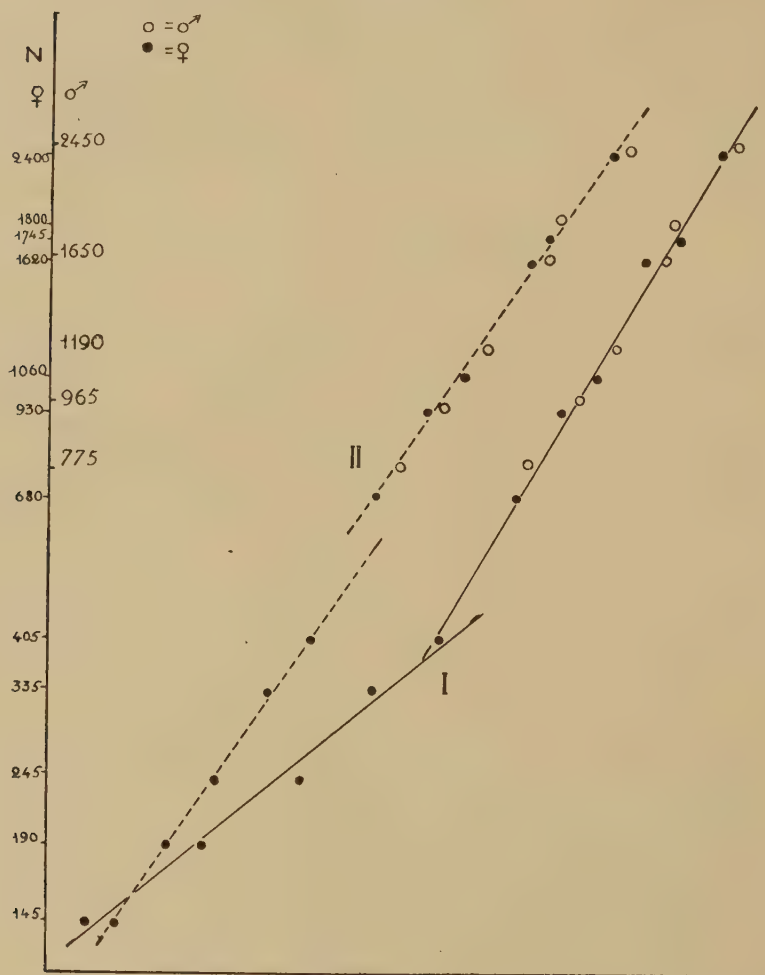
croissance relative à partir du sixième stade seulement, ses constantes d'équilibre successives sont 0,25 et 0,50 : il y a encore doublement de α . La *hauteur du cristallin* (III), passe de 0,54 à 0,84, avec une légère discontinuité au cinquième stade. Mais la *hauteur*



Graphique 3. — Croissance relative chez *Gryllus domesticus*. Coordonnées logarithmiques. En abscisse, tailles moyennes du corps des ♀ en millimètres. En ordonnée, les nombres représentent des dixièmes de millimètres pour la largeur céphalique (diagramme I) et des microns pour l'épaisseur de la cornéule (diagramme II).

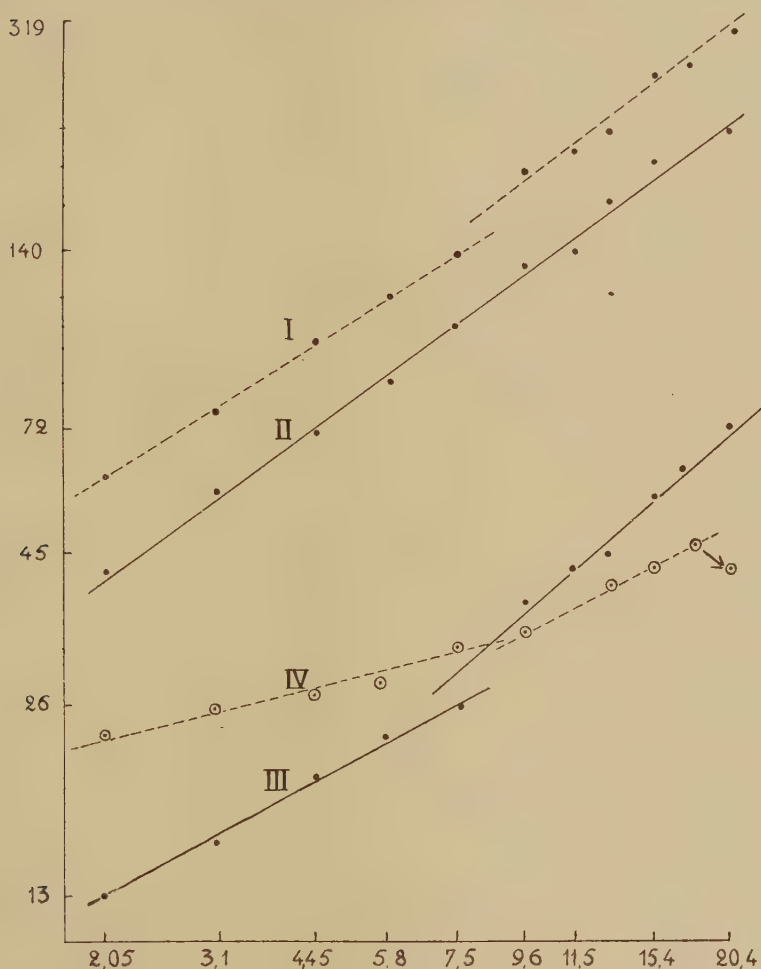
réтинienne (II), qui forme la plus grande part de l'allongement des ommatidies, se trouve avoir la croissance la plus simple entre tous les éléments mesurés : α se maintient vers 0,70 pendant toute la vie larvaire. La *hauteur totale de l'ommatidie* (I) se comporte comme la précédente par sa constante d'équilibre voisine de 0,70, mais révèle un léger décalage, correspondant à ceux des parties réfringentes à la fin de la première période.

Je ne crois pas utile de figurer ici les croissances relatives des volumes : leurs caractéristiques peuvent se déduire en partie des remarques précédentes ; il y a pour l'œil, comparé au cube de



Graphique 4. — *Gryllus domesticus*. Coordonnées logarithmiques. Diagramme I : nombre de facettes en fonction de la longueur du corps ; Diagramme II : même nombre en fonction de la largeur céphalique. Pour la valeur des abscisses, se reporter aux coordonnées du diagramme I du graphique 3. En ordonnée : pendant les cinq premiers stades, les deux sexes diffèrent très peu, ensuite, les nombres de facettes des femelles correspondent à des points noirs (ordonnées de gauche) et ceux des mâles à des points blancs (ordonnées de droite).

la taille du corps, augmentation d' α pendant la deuxième partie de la vie larvaire. Pour n'en donner que deux exemples, le volume approximatif du cristallin (calculé comme celui d'un cône de révolution) montre comme constantes d'équilibre successives : 0,67 et 0,85. Le volume de l'œil entier (évalué d'après celui de N ommatidies moyennes) donne pour α les valeurs : 0,64 et 1,17.



Graphique 5. — *Gryllus domesticus*. Coordonnées logarithmiques. En abscisse, tailles du corps des ♀ en millimètres. En ordonnée, longueurs en microns. I, hauteur totale de l'ommatidie; II, hauteur de la rétine; III, hauteur du cristallin; IV, largeur moyenne des facettes maxima postérieures, les plus anciennes (---) : on remarquera sa décroissance chez l'adulte.

Résumé des mesures de croissance sur le Grillon domestique.

Dans mes élevages, le Grillon présente dix stades larvaires. Pendant les cinq premiers, la chitine est encore très molle et les sexes sont difficiles à reconnaître. Parvenu au sixième stade, l'Insecte montre un élargissement relatif de la tête et un certain durcissement de sa chitine. L'oviscapte des femelles devient mesurable. C'est donc au cours du stade critique V que les changements les plus notables se préparent ; après lui, il faut retenir également le stade IX, pendant lequel débutent les fourreaux alaires et s'achève la maturation génitale.

Les taux partiels de croissance varient avec les stades : ces variations se montrent à peu près de même sens pour les trois facteurs essentiels du volume oculaire : nombre de facettes, volume du cône, volume rétinien. Il y a des phases d'accroissement rapide, notamment au stade critique V, et des phases de ralentissement, surtout au neuvième stade déjà cité, pendant lequel le métabolisme est orienté vers la maturation des gonades. Au dixième et dernier stade larvaire, la croissance de l'œil reprend activement, sauf pour la cornéule, dont la sécrétion est achevée. Comprimées latéralement, les facettes diminuent de diamètre en passant de ce stade à l'adulte.

Au point de vue croissance des éléments visuels par rapport à la taille de l'Insecte, le cas le plus simple s'observe pour la hauteur rétinienne, dont le graphique ne présente aucun changement durant la vie larvaire. Pour toutes les autres parties, la croissance relative s'accélère après le cinquième stade, souvent avec doublement de la constante d'équilibre.

A cet égard, les zones externes de l'œil se comportent comme l'ensemble de la tête, et la rétine suit plutôt la longueur totale du corps. On trouvera, en conclusion de ce chapitre (p. 98) une interprétation de ces faits.

J'ai groupé, dans le tableau II ci-dessous, les phases essentielles de la croissance du Grillon. Pour les chiffres de détail, voir le tableau VIII, p. 148.

TABLEAU II

*Principaux faits concernant la croissance de l'œil
chez Gryllus domesticus ♀*

Numéro du stade et longueur du corps (moyenne) en millimètres	Proliférations ⁽¹⁾ cellulaires dans la zone antérieure de l'œil (préparation des ommatidies deux stades avant leur emploi)	Compressions, traduites par la largeur des facettes	Taux d'accroissement pendant le stade	
			du volume de la cornéule	du volume de l'œil
I. 2,05	28 o/o	La surface des facettes moyennes aug- mente assez ré- gulièrément (× 1,16 à cha- que mue) : chi- tine de la tête encore souple.	1,1 très faible	1,6
II. 3,1	36 o/o		1,1	1,6
III. 4,45	21 o/o		1,5	2,1
IV. 5,8	70 maximum		1,25	1,6
V 7,5 tarière ♀ visible	37		2,0 maximum	2,8 maximum

Après le stade V la forme de la tête change (élargissement brusque).
La croissance par rapport au corps devient plus importante (α augmente pour
toutes les parties de l'œil).

VI. 9,6	14 faible	Petites facettes nouvelles 17 μ	1,3	1,4
VII 11,5 ébauches alaires	53 second maximum	14 μ (compression maximum)	1,3	1,9
VIII. 13,0	8 très faible	20 μ (détente maximum)	1,3	2,3

⁽¹⁾ L'intensité relative de ces proliférations est évaluée en o/o de facettes à
former par rapport au nombre actuel de facettes au stade considéré.

TABLEAU II (suite).

Numéro du stade et longueur du corps (moyenne) en millimètres	Proliférations cellulaires dans la zone antérieure de l'œil (préparation des ommatidies deux stades avant leur emploi)	Compressions, traduites par la largeur des facettes	Taux d'accroissement pendant le stade	
			du volume de la cornéule	du volume de l'œil
IX. 15,4 Maturation génitale	38 <i>Dernières divi- sions cellulaires</i>	Nouvelle compression 17 μ	1,04 (sécrétion presque nulle)	1,1 minimum de croissance générale
Au stade IX se termine la croissance physiologique : l'insecte, déjà mûr sexuellement, n'a plus qu'à parfaire ses ailes et ses pièces reproductrices.				
X. 17,2	L'œil adulte est prêt, encore en partie couvert de chitine opaque	Largeur maximum de toutes les facettes	1,05 (sécrétion très faible)	1,7 (grâce à l'accrois- sement en hauteur des omma.)
♀ adulte 20,4	Nombre de facettes 2.400	Diminution de la largeur des facettes		
Taux de croissance d'ensemble { Longueur du corps : 10 { Largeur céphalique : 6 { Largeur des facettes : 2 { Nombre de facettes : 17		Rétinule { hauteur 5,3 { volume 100		
		Cristallin { hauteur 5,6 { volume 135		
		Cornéule { épaisseur 6 { volume 13		
		OEil . volume 320		

2° Croissance du Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*)
(avec la figure 8, les graphiques 6 et 7, et le tableau IX, p. 150).

A. Rappel de la croissance générale.

La vie larvaire de ce Criquet migrateur très nuisible est déjà bien connue dans ses détails. KUNCKEL D'HERCULAIS (1893-1905) décrit le premier tous les stades ; UVAROV, dans son ouvrage classi-

que de 1928, résume les observations biologiques; BODENHEIMER (1930, p. 82-94) étudie surtout l'accroissement pondéral. Les changements de taille entre les mues sont fort importants : si l'on veut avoir des chiffres comparables, il faut mesurer les individus peu après chaque mue. Avec cette condition, mes résultats sont très analogues à ceux donnés par UVAROV, et le lot examiné par moi se montre de taille un peu inférieure à celui de BODENHEIMER. J'ai disposé, grâce aux élevages dirigés par M. VAYSSIÈRE au Muséum de Paris, d'une quinzaine de mâles à chaque stade. La croissance oculaire des femelles que je n'ai pas suivie, est probablement très analogue à celle de l'autre sexe.

L'Insecte éclôt à un stade avancé : le tout jeune Criquet, libéré de la phase rampante initiale, mesure 8 millimètres de long, et son sexe est déjà reconnaissable aux pièces reproductrices externes. Il y a cinq stades larvaires. Les ébauches des ailes, rudimentaires au deuxième, deviennent noires et latérales au troisième, blanches et dorsales ensuite. Les femelles, surtout à la fin, sont notablement plus grandes que les mâles. J'ai pris, pour la longueur du corps, la moyenne entre quinze mâles au début de chaque stade, pour les dimensions des yeux, la moyenne entre cinq de ces individus par stade.

B. Morphologie de l'accroissement oculaire (fig. 8).

L'œil du Criquet s'accroît sur son bord antérieur tout entier. Le nombre des facettes passe de 2.470 à 9.400 au cours de la vie. La figure 8, tracée en vue d'une comparaison directe avec la figure 6 relative au Grillon, montre une croissance plus condensée. L'œil à la naissance (1) porte des facettes subcarrés (*a*), dissociées ou contiguës suivant les zones : il y a déjà deux directions de compression, 1 et 2.

Dès le stade II apparaissent des éléments hexagonaux, avec une troisième direction. Les facettes néoformées se révèlent de plus en plus larges aux deux mues suivantes (III, IV), mais au stade V la partie nouvelle contient des éléments plus petits. Comme, au même moment, les facettes du reste de l'œil ont un maximum de diamètre (graphique 6, F), on peut rendre compte de l'exiguïté des nouvelles ommatidies par leur compression due à l'actif accroissement des parties plus anciennes. Enfin, chez l'adulte, apparaissent

(en Ad. ♂) de grosses facettes, un peu moins larges toutefois que celles des zones initiales. Je serai très bref sur l'allongement des *ommatidies*, fort analogue à celui du Grillon et, comme lui, réalisé sans changement notable de structure (cf. pl. V).

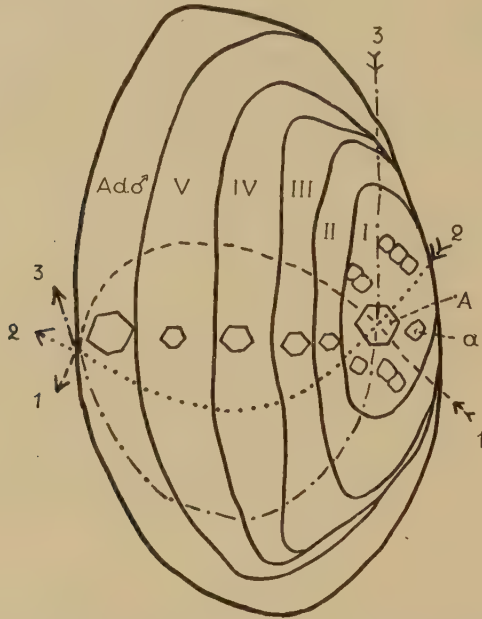
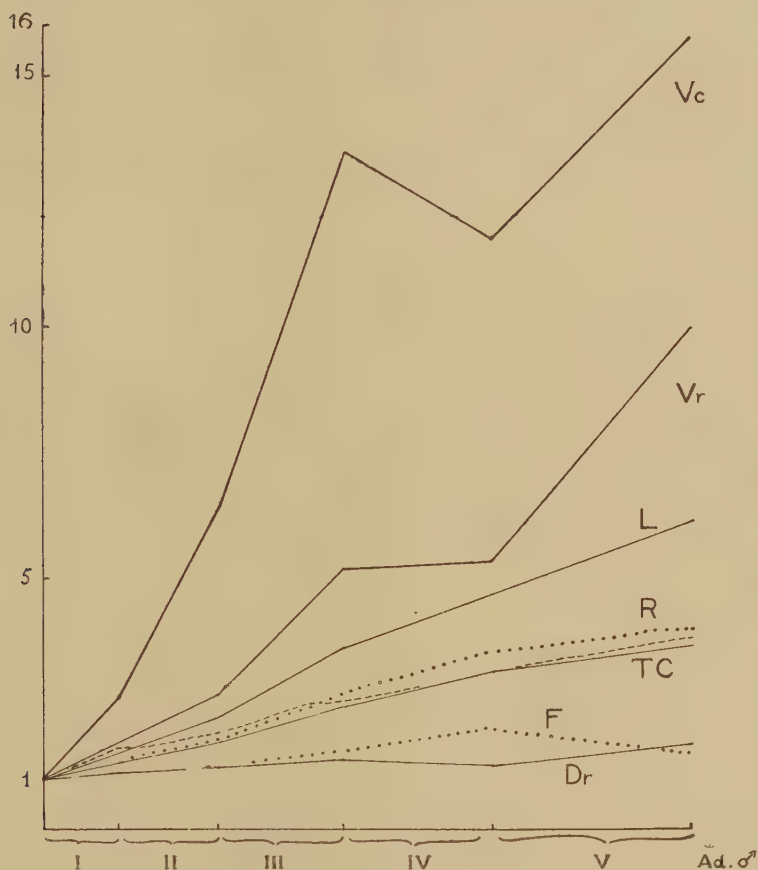


Fig. 8. — *Schistocerca gregaria*. Schéma de l'accroissement oculaire aux stades successifs. Œil gauche du ♂, $\times 22$ (les facettes sont plus fortement grossies). A la naissance (I), les facettes sont contigües et carrées (directions de compression 1 et 2). Ensuite (II) les facettes néoformées sont hexagonales (intervention de la direction 3), de plus en plus grandes jusqu'au stade IV, puis minima au stade V. Les nouvelles facettes de l'adulte (Ad ♂) sont un peu inférieures aux éléments plus âgés (A) de la zone initiale.

C. Taux d'accroissement des diverses parties (Graph. 6).

Il y a une frappante analogie de croissance absolue entre la largeur de la tête (T), la hauteur du cristallin (C) et celle de la rétine (R). Chose plus inattendue, le nombre des facettes (graphique en traits interrompus) se comporte comme les longueurs précédentes et ne témoigne qu'au premier stade d'un taux de croissance relativement élevé : en pratique, tous les éléments ci-dessus sont multipliés, de la naissance à l'adulte, par 3,7 à 4.

Si l'on mesure maintenant les diamètres des constituants de l'ommatidie, on met en évidence des processus un peu moins simples : il y a d'assez grandes inégalités dans les compressions subies, suivant la partie considérée. La rétine (Dr) se retrécit à l'avant-dernier stade : il en est de même pour le cristallin. Par



Graphique 6. — Variations des taux de croissance pendant les cinq stades larvaires du *Schistocerca gregaria* ♂. En abscisse, stades, reportés d'après leur durée relative. En ordonnée, taux de croissance, par rapport au premier stade pris pour unité

Vc, volume du cristallin ; Vr, volume de la rétine ; L, longueur du corps ; R (en pointillé), hauteur rétinienne, puis (en traits interrompus) le nombre de facettes ; TC, graphique commun à la largeur de la tête et à la hauteur du cristallin (on remarquera l'analogie de ces dernières croissances) ; F, diamètre des facettes maxima ; Dr, diamètre de l'extrémité distale de la rétine. Chaque point représente la moyenne de cinq mâles par stade.

contre, la largeur des facettes (F) passe par un maximum à ce stade, puis diminue chez l'adulte : il y a d'abord compression et rétrécissement en profondeur, puis ce phénomène atteint la cornée.

De ces changements de largeur résulte un accroissement assez irrégulier des volumes rétinien et cristallinien (V_r , V_c). Pour le volume de l'ommatidie, calculé entre une facette et la base d'une rétine, l'allure est plus simple par suite des compensations entre ces deux parties avant la dernière mue. Donc, le volume approché de l'œil croît plus régulièrement que celui de ses parties ; il est multiplié par 35 au cours de la vie des mâles. En moyenne, les taux de croissance en volume sont dix fois moindres que ceux du Grillon.

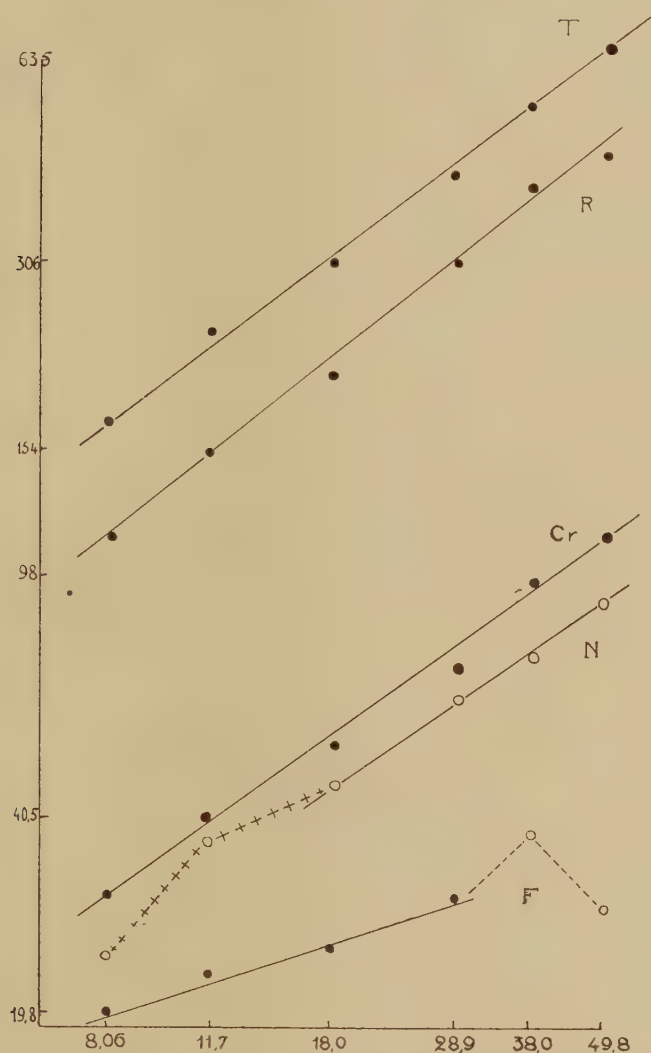
D. Croissance relative (Graph. 7).

La hauteur de la rétine, celle du cône, et la largeur céphalique montrent, comparées à la taille de l'Insecte, une allométrie mino-rante avec α compris entre 0,72 et 0,80. Le nombre des facettes se comporte de même, à l'exception de son grand accroissement du premier au second stade. Leur diamètre ne croît régulièrement que jusqu'au cinquième stade exclus : durant cette première phase, $\alpha = 0,34$, c'est-à-dire sensiblement la moitié des coefficients précédents.

De même que ci-dessus, les variations de diamètre rendent plus complexe la croissance en volume. Pratiquement, on n'obtient de relation allométrique simple que pour le volume de N ommatidies moyennes : par rapport au cube de la longueur du corps, il croît avec $\alpha = 0,68$ (valeur très voisine de celle de la largeur céphalique comparée à la longueur du corps).

En résumé, la croissance oculaire du Criquet pèlerin, beaucoup plus condensée que celle du Grillon, est homogène pour les hauteurs des cellules, le nombre des facettes et le volume de l'œil.

Pour les données numériques, on se reportera au tableau IX, p. 150.



Graphique 7. — Croissance relative chez le *Schistocerca gregaria* ♂. Coordonnées logarithmiques. En abscisse, longueur du corps en millimètres ; en ordonnée, les nombres représentent, suivant les cas, des microns, des centièmes de millimètres (largeur céphalique) ou des centaines de facettes. T, largeur céphalique ; R, hauteur rétinienne ; Cr, hauteur du cristallin ; N, nombre de facettes (on remarquera la valeur élevée du 2^e stade) ; F, diamètre des facettes maxima. Chaque point représente la moyenne de cinq mâles par stade.

3° Croissance de *Notonecta maculata*.

A. Rappel de la croissance générale.

La biologie larvaire des Notonectes est relativement bien élucidée. Depuis l'important mémoire de Poisson (1924), le seul travail quantitatif est une courte note sur les changements de taille entre les mues (F. BERNARD, 1936) :

Comme beaucoup d'Insectes aquatiques, les Notonectes augmentent de taille de façon très appréciable dans l'intervalle des mues. Cette croissance intercalaire, déjà signalée par Poisson, a été suivie au jour le jour dans ma note de 1936, à laquelle on se reportera pour les détails. En résumé, l'accroissement intercalaire n'est que l'aboutissant d'une série d'oscillations de longueur, à peu près synchrones entre le corps et la tête. L'amplitude maximum de ces oscillations peut égaler le changement de taille à une mue, si bien qu'il faut prendre des précautions spéciales quand on veut mesurer correctement les stades d'une Notonecte : il convient de choisir des individus bien vivants, où très fraîchement tués, pris au début du stade, avant les oscillations trop notables.

Il y a cinq stades larvaires. L'ébauche des ailes n'est bien visible qu'aux deux derniers. La maturation génitale et l'histogénèse des muscles du vol ne s'effectuent pas avant le cinquième stade : d'après Poisson, qui a suivi de près ces phénomènes, il y a aussi, à ce cinquième stade, une rénovation de l'hypoderme, pendant laquelle l'animal cesse de se nourrir. Les deux sexes, très difficiles à distinguer avant l'état adulte, sont de taille moyenne un peu différente (voir tableau X ci-dessous).

B. Morphologie de l'accroissement oculaire (fig. 9 et pl. V).

Les gros yeux des Notonectes rappellent beaucoup, par leur forme extérieure, ceux des Mouches. Le nombre des facettes passe de 880 à 3.600 chez *N. maculata* ♂ (*N. glauca* adulte en possède 3.570 d'après LUDTKE (1935).

A propos de l'embryologie (fig. 4, p. 32), j'ai déjà montré que la jeune Notonecte au premier stade possède deux zones génératrices pour chaque œil, l'une dorsale et l'autre ventrale. La zone

ventrale achève sa différenciation au cours du stade initial et contribue à repousser vers le dos les ommatidies latérales (*o*, fig. 4) formées avant la naissance : donc, les facettes les plus âgées ne

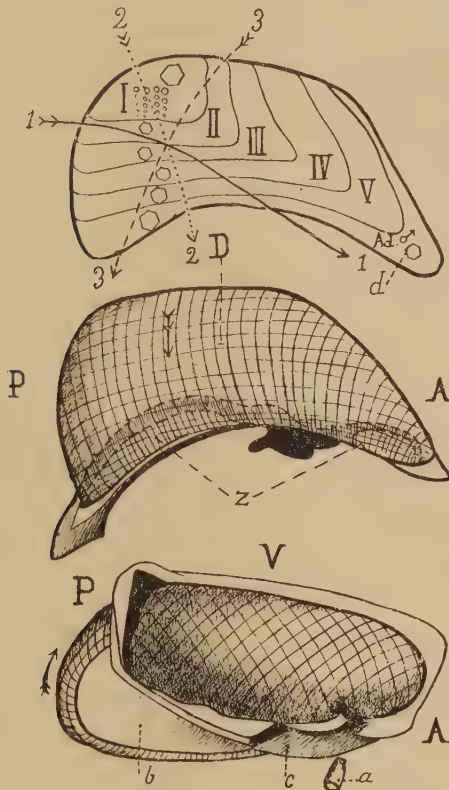


Fig. 9. — Forme de l'œil gauche adulte chez *Notonecta maculata* ($\times 22$).

P, partie postérieure; A, partie antérieure; D, face dorsale; V, face ventrale de l'œil éclairci et transparent. *a*, base de l'antenne; *b*, chitine mince périoculaire; *c*, chitine céphalique épaisse; *z*, zone dorsale d'accroissement où sont apparues les dernières facettes, plus petites que les autres; les flèches indiquent le sens de l'accroissement oculaire.

Le schéma supérieur représente les zones apparues aux stades successifs (I à Adulte ♂). En I, les facettes sont circulaires et disjointes — puis elles deviennent hexagonales (directions 1, 2 et 3). Chez l'adulte, les facettes latérales sont plus grandes que celles du bord dorsal récent (*d*).

suivent pas le bord ventral des yeux, mais appartiennent à une bande ventrale un peu éloignée de ce bord, et dans laquelle les facettes adultes sont maximum.

Dès le stade II, l'accroissement se localise à la zone dorsale de l'œil : à chaque mue, il apparaît là une bande de facettes supplémentaires plus petites que les autres (fig. 9). D'après LUDTKE (1935), les ommatidies de la dernière bande formée se montrent très différentes du reste de l'œil comme sensibilité à la lumière. Si l'on éclaire l'un des yeux de *Notonecta glauca* adulte en aveuglant par un vernis la bande dorsale, l'Insecte tourne la tête vers la source lumineuse. Si l'on éclaire la bande dorsale seule, l'Insecte se tourne vers le côté obscur ⁽¹⁾.

L'ommatidie (pl. V, I à Ad. ♀) croît sans changement structural, sauf quatre cellules rétinienne (*rg*) dont le cytoplasme se charge de gouttelettes graisseuses éosinophiles au cours de la vie larvaire. Cette curieuse spécialisation est déjà signalée par BEDAU (1911).

Les Notonectes, comme la plupart des Hémiptères, ont un œil acône : l'organe réfringent est formé par les quatre cellules de SEMPER accolées (*ccr*). Nous verrons qu'il s'accroît beaucoup moins que les cônes de sécrétion. Pour les dimensions et l'architecture de l'ommatidie adulte, mes résultats concordent avec ceux de BEDAU chez *N. glauca* ; toutefois, les cellules réfringentes de cette espèce semblent plus larges que celles de *N. maculata*.

C. Taux d'accroissement des diverses parties (graph. 8 et 9).

Sur le graphique 8, deux séries de cas se séparent très nettement :

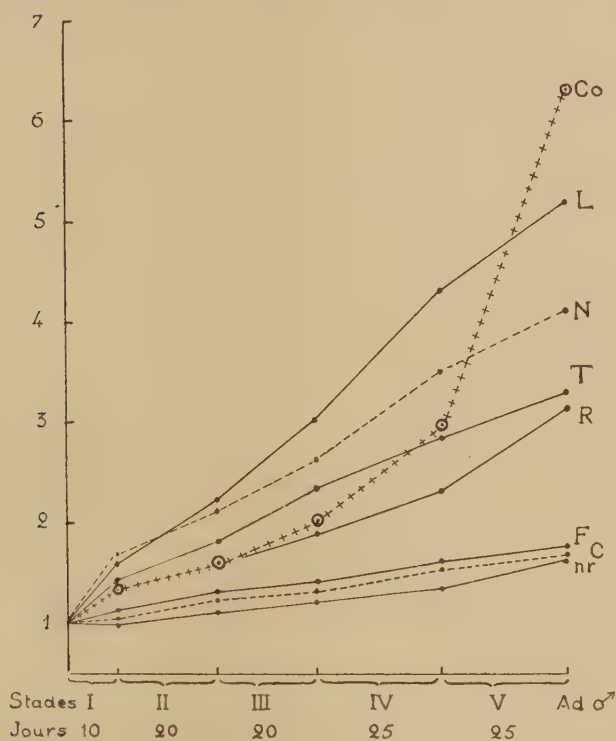
1° Eléments à croissance moyenne, trois à six fois plus grands chez l'adulte que chez le nouveau-né.

2° Eléments à taux général inférieur à deux : largeur des facettes (F), hauteur des cellules cristalliniennes (C) et du noyau rétinien (nr).

Entre ces deux séries se place le cas des diamètres proximal et distal de la rétinule, non figuré ici, où l'on observe un taux légèrement supérieur à deux. Ces faits permettent de constater la faible croissance de l'organe réfringent formé par les quatre cellules cristalliniennes, croissance bien inférieure à celle des cônes de sécrétion.

(1) LUDTKE n'ayant pas étudié la croissance des yeux, il résulte seulement de ses figures une identité probable entre la zone anormale physiologiquement et la zone néoformée.

Deux autres particularités méritent une mention spéciale. L'épaisseur cornéenne augmente considérablement au cours du dernier stade larvaire : phénomène sans doute attribuable au rajeunissement hypodermique général qui accompagne le début de ce stade.



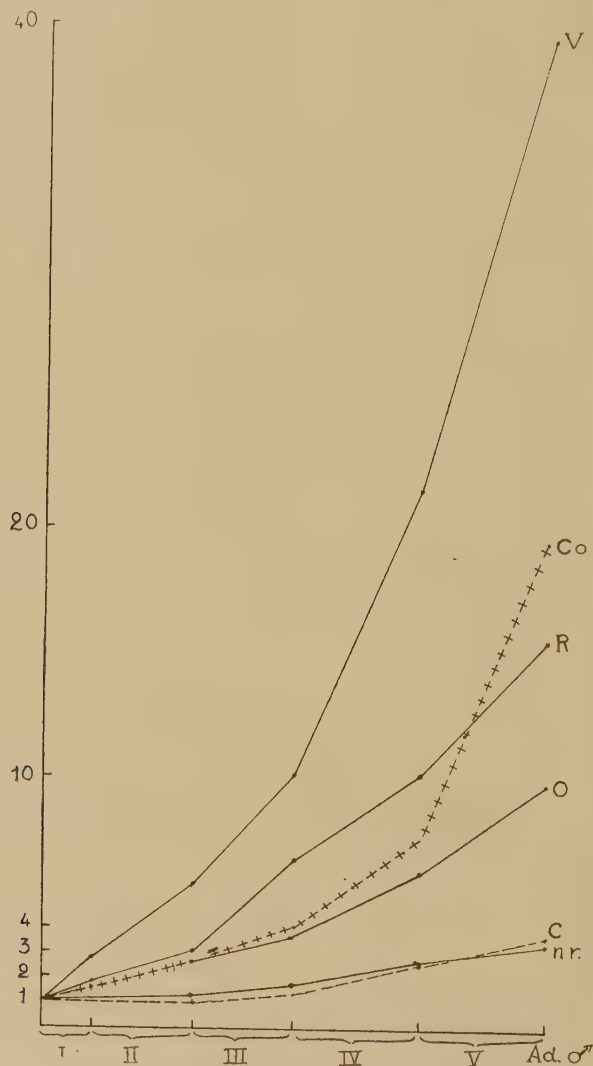
Graphique 8. — Taux d'accroissement des longueurs chez *Notonecta maculata*.

En abscisses, stades larvaires, reportés proportionnellement à leur durée en jours. En ordonnée, valeurs successives, par rapport au premier stade pris pour unité, des éléments suivants : L, longueur du corps ; N, nombre des facettes ; T, largeur céphalique ; R, hauteur d'une rétine latérale ; F, diamètre d'une facette latérale ; C, hauteur des cellules cristalliniennes ; *n r*, hauteur d'un noyau rétinien ; Co, épaisseur de la cornéule.

D'autre part, le nombre de facettes s'accroît bien plus pendant le premier stade que dans la suite de la vie : il y a un reste de prolifération embryonnaire, comparable en plus grand avec ce qui se passe chez le Criquet pèlerin.

Combinés avec des changements de diamètres assez faibles, les faits ci-dessus retentissent sur le volume des parties (graph. 9). La

croissance très lente du volume des noyaux a pour résultat l'abaissement du rapport nucléo-plasmatique dans chacune des six cellules rétinienne principales : il passe de 0,15 à 0,03 durant l'existence nageuse de l'Insecte.



Graphique 9. — Taux d'accroissement des volumes chez *Notonecta maculata* (suite du graph. 8). V, volume total de l'œil (évalué d'après celui de N ommatidies moyennes); Co, volume d'une cornéule; R, volume d'une rétinule; O, volume d'une ommatidie; C, volume des cellules cristalliniennes; nr, volume d'un noyau rétinien.

D. Croissance relative.

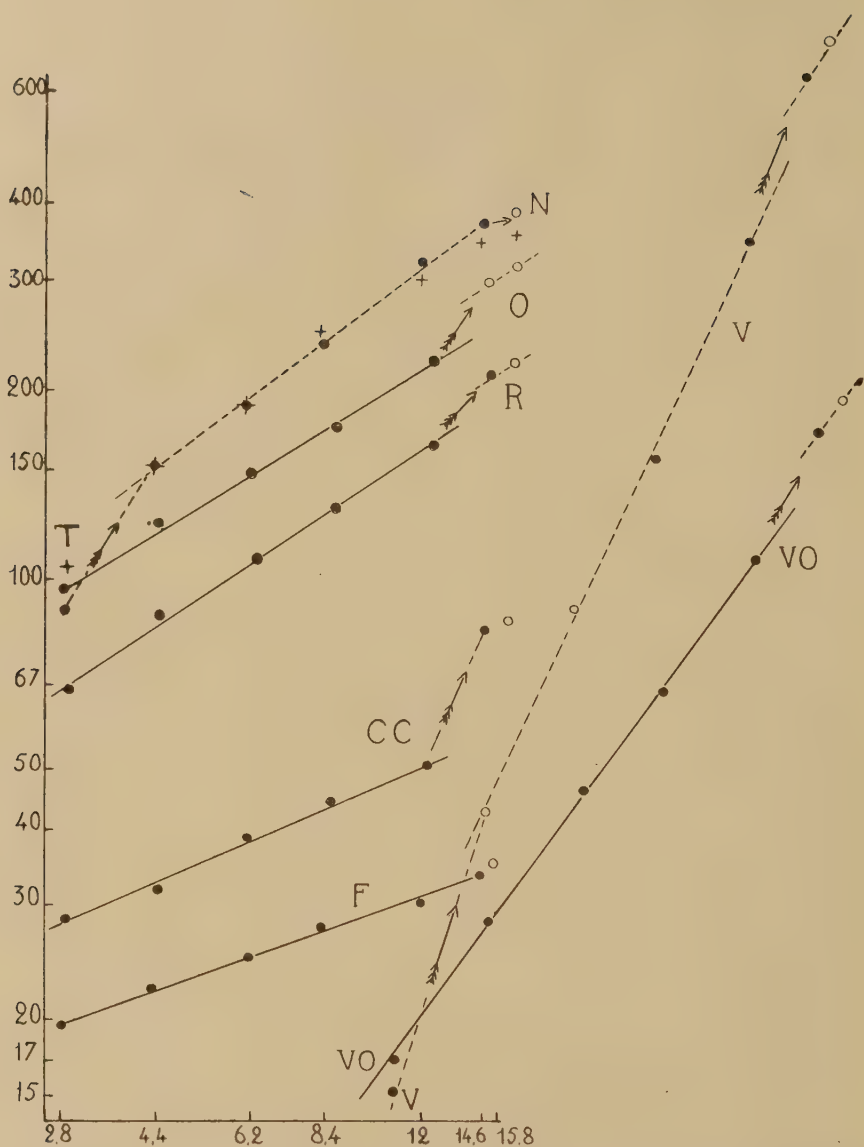
Il me reste à présenter ici, avec une disposition graphique plus précise, des résultats déjà publiés par moi-même en 1934. Le graphique 10 contient des diagrammes portant sur les valeurs moyennes des stades larvaires, j'y ai reporté aussi les points moyens correspondant à 15 ♂ et 15 ♀ adultes. Tous les éléments sont comparés à la longueur du corps.

Les facettes initiales de la zone latéro-ventrale (I, fig. 9) offrent la croissance la plus simple : de la naissance à l'adulte, leur diamètre augmente sans point critique ni discontinuité ($\alpha = 0,35$), TEISSIER (1931) indique, chez *N. glauca*, un comportement analogue, avec α un peu plus élevé (0,46 au lieu de 0,35) : chez cette espèce les facettes initiales sont plus petites, alors que les adultes sont presque égales à celles de *N. maculata*.

Pour les hauteurs de la rétine (*R*), du total des parties réfringentes (*CC*) et, par suite, de l'ommatidie entière, il y a pendant la vie larvaire une allure tout aussi simple, avec α compris entre 0,44 et 0,66. Les points représentatifs de la moyenne des adultes se détachent de la droite larvaire, par suite de la forte croissance absolue de l'œil à la dernière mue : comme, à cette phase, le corps augmente au contraire un peu moins (graph. 8), le décalage relatif en est accentué. La cornéule et les cellules de SEMPER ont, prises séparément, un accroissement linéaire très complexe : il est assez curieux de voir la hauteur totale de ces parties se comporter aussi simplement que celle de la rétine.

Chez les Orthoptères déjà étudiés, la croissance de l'œil rappelle plus celle de la tête que celle du corps. La Notonecte, au contraire, montre une croissance céphalique plus irrégulière que celle des organes visuels (diagramme *T* +), seul le nombre des facettes (*N*) augmente à peu près de même façon que la tête. A partir du second stade, *N* progresse régulièrement, avec $\alpha = 0,76$, jusqu'à l'adulte ♂.

Des remarques ci-dessus, il est facile de déduire ce qui se passe pour le volume de l'ommatidie (*VO*) et celui de *N* ommatidies moyennes (*V*) : les discontinuités, assez faibles, apparaissent à la dernière mue.



Graphique 10. — Croissance relative chez *Notonecta maculata*. Coordonnées logarithmiques. En abscisses, longueurs moyennes du corps pour les cinq stades larvaires, et les adultes (♂ en points noirs, ♀ en points blancs). En ordonnées : N, nombre des facettes en dizaines ; T (+), largeur céphalique en centièmes de millimètre (on remarquera l'analogie des graphiques N et T) ; les quatre graphiques inférieurs représentent des grandeurs cellulaires cotées en microns : O, hauteur totale de l'ommatidie ; R, hauteur rétinienne ; CC, hauteur totale des éléments réfringents (cornéule + cellules de Semper) ; F, largeur des facettes latérales. Les deux graphiques de droite sont décalés en abscisse pour la clarté de la figure : V, volume de N ommatidies moyennes en hectomillons cubes ; V O, volume d'une ommatidie moyenne en décamicrons cubes.

E. *Résumé* (pour le tableau numérique, voir tableau X, p. 151).

Le cas des Notonectes diffère notablement des précédents. D'une part, la chitine, très souple, ne s'oppose pas à l'étalement de l'œil, d'où croissance régulière des facettes, sans stades de compression ⁽¹⁾. D'autre part, la maturation sexuelle n'intervient qu'au dernier stade : les discontinuités de croissance relative, quand il y en a, se placent entre ce stade et l'adulte. Le parallélisme constaté chez les Orthoptères entre l'accroissement de l'œil et celui de la tête n'existe ici que pour le nombre des facettes : les dimensions des ommatidies se comportent plutôt comme la longueur du corps.

4° Croissance de *Galathea squamifera*

(avec les figures 10 et 11, les graphiques 11 à 13, la fig. 11, pl. IV, et le tableau III).

A. Rappel de la croissance générale.

Les Galathées s'accroissent relativement peu d'une mue à l'autre : il en résulte une vie post-larvaire échelonnée sur de nombreux stades, et les changements de forme qui, chez d'autres Crustacés, apparaissent tous ensemble, sont ici progressifs et moins faciles à mettre en évidence. Tel est le cas des différences sexuelles externes : Ch. PÉREZ, qui en a fait l'étude (1927-28) et a bien voulu me conseiller pour l'examen de mes exemplaires, a montré leur formation lente, en plusieurs étapes. La puberté est plus apparente chez les ♀, mais, chez les ♂, on peut également repérer les stades critiques par l'examen du telson et des pléopodes sexuels. L'âge de maturation est assez variable suivant les individus et ne doit être défini qu'à deux ou trois mues près : les pléopodes ♂ acquièrent leur forme définitive quand les Galathées ont de 9 à 11 millimètres comme longueur céphalothoracique ⁽²⁾. Le travail de Mlle INGRAND

⁽¹⁾ Chez quelques individus seulement, les facettes moyennes du stade V sont un peu supérieures aux éléments analogues de l'adulte.

⁽²⁾ La longueur totale d'un Crustacé étant difficile à mesurer avec précision, j'ai pris comme repère la longueur du céphalothorax, sans l'épine antérieure qui se casse souvent.

(1937) sur les pattes de la même espèce aboutit, pour les ♀, à des stades critiques très comparables.

Pour la présente étude, j'ai mesuré une centaine de ♂ et autant de ♀ provenant de Roscoff. La longueur du céphalothorax varie de 5 à 25 millimètres dans ce lot. Autant que l'on puisse en juger d'après la taille des exuvies chez les animaux en voie de mue, cet accroissement total est acquis en une quinzaine de stades, dont les moyennes probables sont reportées au tableau III. Le taux d'allongement après une mue semble voisin de 1,1.

Les résultats résumés ci-dessous contiennent l'essentiel d'une note publiée en 1935, à laquelle j'ajouterai de nouvelles données sur les taux de croissance des ♂ et le comportement oculaire global des ♀ (celles-ci n'ont pu être mesurées que pour le diamètre externe des yeux, qui augmente à très peu près comme celui des ♂).

B. Morphologie de l'accroissement oculaire (fig. 10).

L'œil et son pédoncule ne changent guère de forme au cours de la vie. Les facettes recouvrent une surface sensiblement hémisphérique (en supposant l'œil hémisphérique et les facettes toutes égales aux éléments moyens du pôle apical (« facettes moyennes » du tableau IV), on obtient une bonne évaluation du nombre de facettes : par exemple 3.700, au lieu de 3.880 par numération directe). Les plus petits éléments, néoformés, se trouvent du côté du bord interne (*i*, fig. 10) qui regarde le rostre de l'animal, et les plus grands, les plus âgés, occupent la zone externe et ventrale (*e*). La figure 10 me dispense de longs détails sur cette répartition.

Un peu avant la première apparition des caractères sexuels externes, on voit s'aligner au bord ventral de l'œil une rangée d'énormes facettes (fig. 10, 4) à angles émoussés, très reconnaissables à leur coloration brun rougeâtre. Ces éléments tardifs paraissent très répandus sur les yeux des Galathéides, notamment dans le genre *Munida*.

L'ommatidie (pl. IV, fig. 11) comprend treize cellules fixes, et huit cellules pigmentaires périphériques disposées en croix autour des axes. Cette structure a déjà été décrite par G. H. PARKER (1891) et DOBCKIEWICZ (1912). On remarquera l'axe cristallinien (*a c r*), très allongé et fortement colorable par l'hématoxyline. Le pigment ne permet pas la mesure de la rétine seule : j'ai dû me contenter

de mesurer la hauteur totale comprise entre la base du cône réfringent et la membrane basale de l'œil.

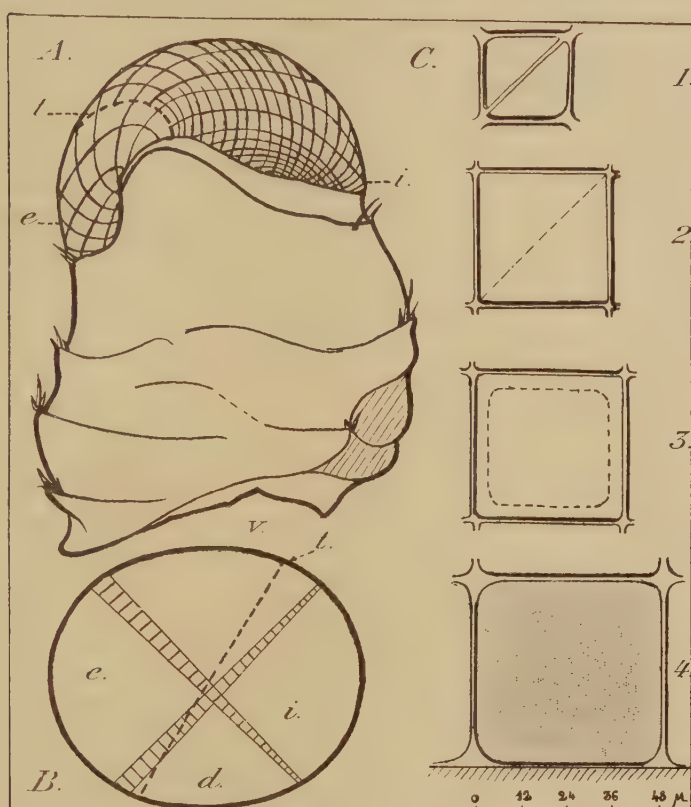


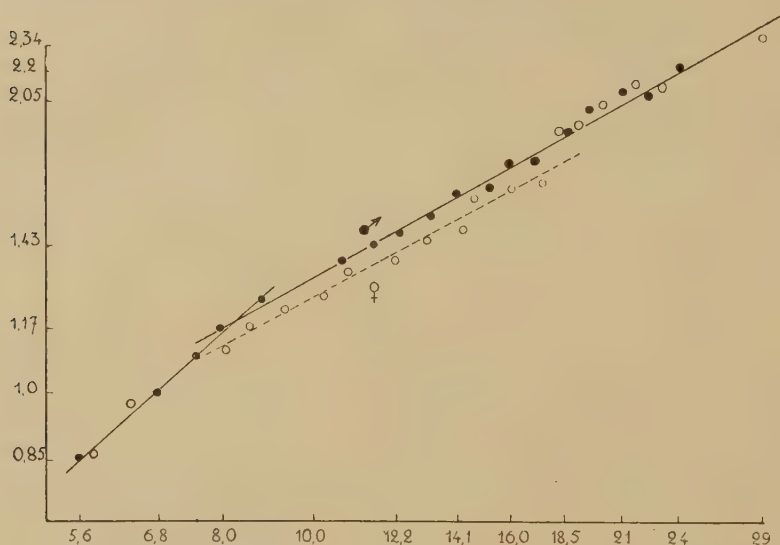
Fig. 10. — Répartition des facettes sur l'œil de *Galathea squamifera*. A. Œil gauche et pédoncule oculaire d'un ♂ adulte de 19 mm. 5 de long (céphalo-thorax), largeur de l'œil : 1 mm. 97 ($\times 20$), vu par la face dorsale ; *i* : zone interne à petites facettes ; *e* : zone externe à grandes facettes. Les courbes dessinées sur l'œil indiquent schématiquement la direction et la largeur des files de facettes ; le trait pointillé *t* sépare approximativement les zones externe et interne.

B. Même œil vu schématiquement par le pôle apical, pour montrer les directions d'accroissement des facettes et l'orientation des zones séparées par le pointillé *t*. *d* : face dorsale ; *e* : face externe ; *i* : face interne ; *v* : face ventrale par rapport à l'animal.

C. Facettes du même œil (tailles moyennes $\times 500$) ; 1 : facettes très jeunes du bord interne ; 2 : facettes du milieu de la face interne ; 3 : facettes de la face externe, près du bord (le pointillé entoure la légère dépression centrale) ; 4 : grosses facettes rougeâtres longeant le bord externe.

C. Taux d'accroissement des parties.

A défaut d'élevage, il est impossible de connaître exactement les taux partiels et de les reporter suivant la durée des stades : je noterai simplement les taux extrêmes entre les deux ♂ de mon matériel les plus différents de taille :

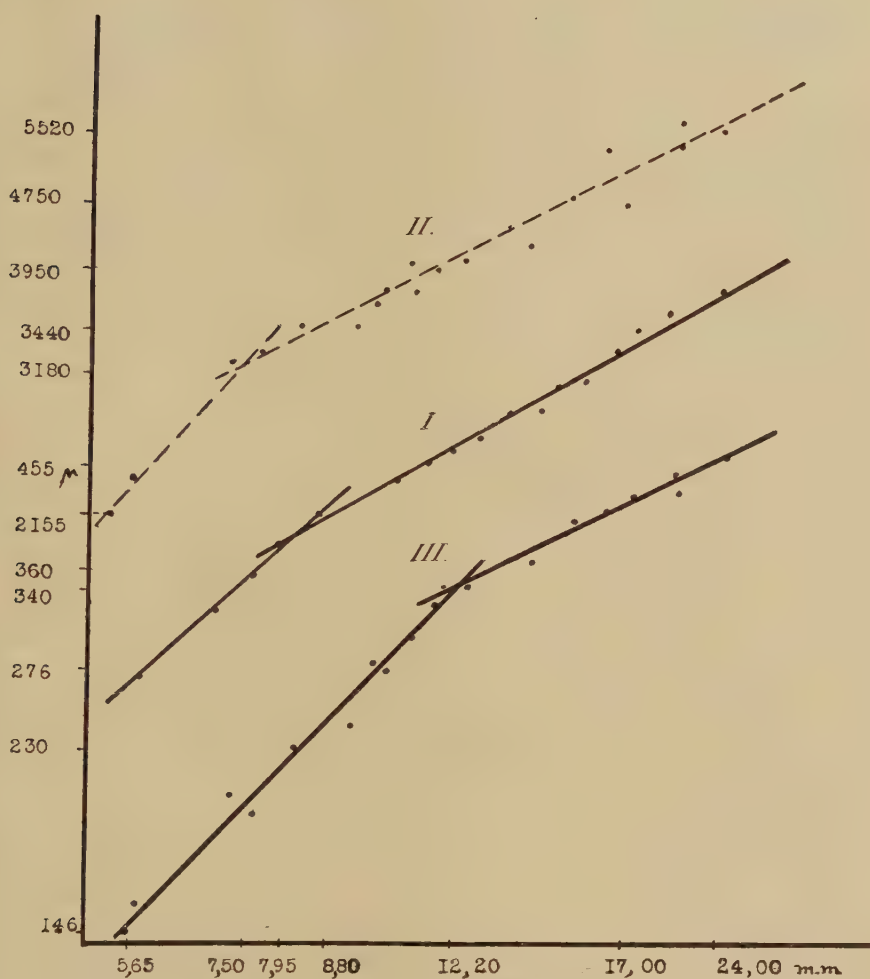


Graphique 11. — Croissance de la largeur oculaire chez les deux sexes de *Galathea squamifera*. Coordonnées logarithmiques. Les ♂ sont figurés en points noirs et les ♀ en points blancs (moyennes de 4 à 16 individus suivant les stades). En abscisse, longueurs du céphalothorax sans l'épine terminale, en millimètres. En ordonnée, largeurs oculaires en millimètres.

Pour un changement de longueur céphalothoracique de 5,6 à 24 millimètres ($\times 4,25$), on observe les taux suivants de l'œil :

Hauteur entre le cône et la membrane basale	$\times 3,1$
Hauteur de l'ommatidie entière	$\times 2,7$
Diamètre externe de l'œil	$\times 2,6$
Nombre des facettes	$\times 2,5$ (de 2.200 à 5.500)
Diamètre basal de la rétine	$\times 2,4$
Largeur des grosses facettes	$\times 2,0$
Hauteur du cône	$\times 1,9$
Largeur du cône	$\times 1,7$

Ces coefficients sont voisins les uns des autres, et le taux final se montre homogène pour l'ensemble de l'œil, à l'exception du cône cristallin qui présente un arrêt précoce décrit plus loin.



Graphique 12. — *Galathea* ♂. Diagrammes de croissance en coordonnées logarithmiques ; I : largeur de l'œil en millimètres ; II : nombre de facettes ; III : hauteur totale des cellules pigmentaires moyennes et de la rétine en μ . Les abscisses sont communes aux trois graphiques : elles représentent la longueur du céphalothorax en millimètres. I : chaque point (voir les valeurs moyennes sur le tableau général) correspond à la moyenne de quatre à dix individus sensiblement au même stade. II : chaque point représente un œil individuel, les droites sont figurées en traits interrompus, à titre provisoire. III : chaque point représente la moyenne de 20 hauteurs totales, dans la zone externe de l'œil, mesurées dans l'eau de mer formolée, entre la base du cristallin et la membrane basale.

En volume, on obtient : pour l'ommatidie moyenne, le taux 10,4, pour N ommatidies moyennes : 26, pour le cristallin : 5,5.

D. Croissance relative (graphiques 11 à 13).

Les deux sexes se comportent de façon très analogue, si l'on compare le diamètre de l'œil à la longueur céphalothoracique (graph. 11). Au cours d'une première phase, l'œil croît presque

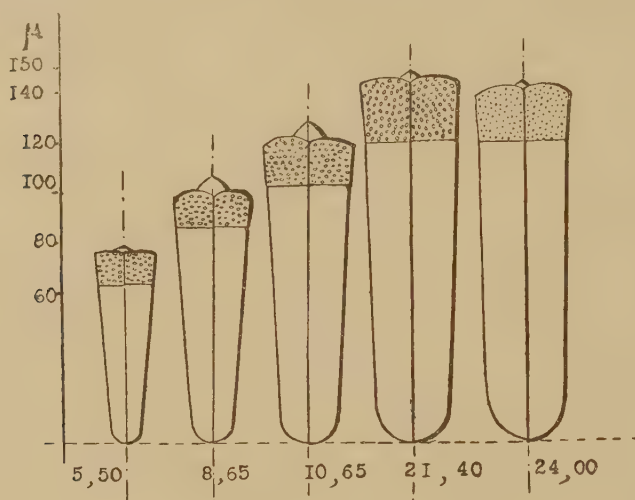


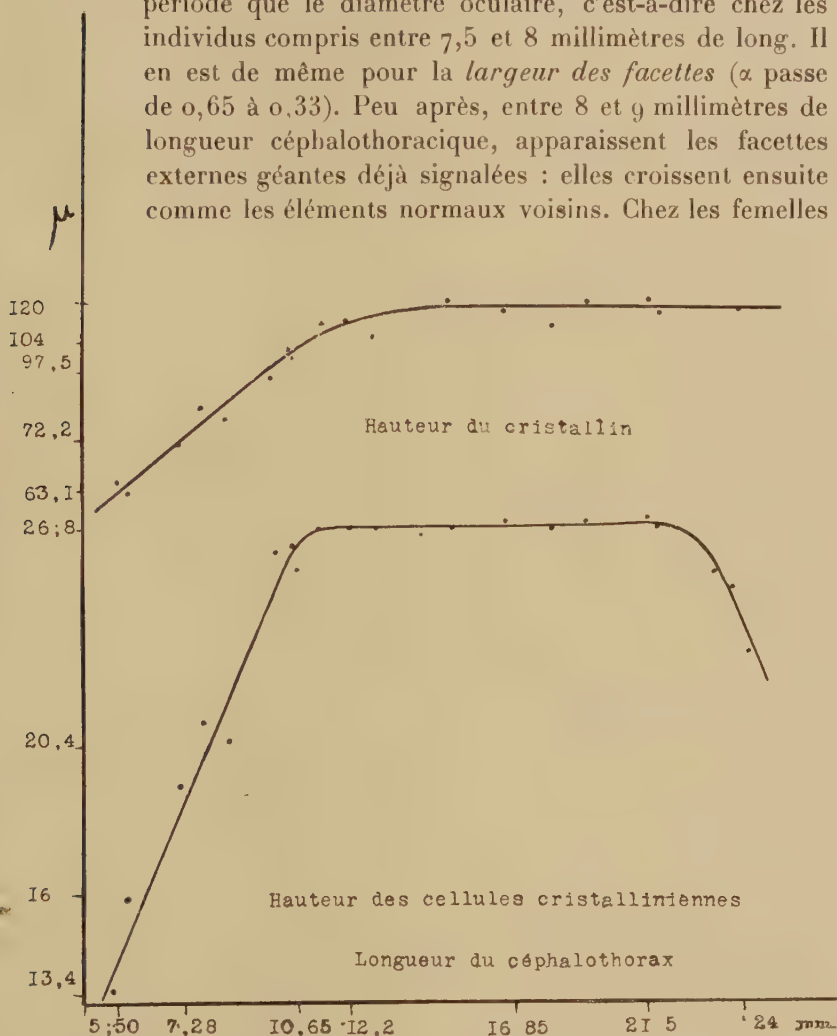
Fig. 11. — *Galathea* ♂. Choix de stades du cristallin et des cellules cristalliniennes. Les chiffres inscrits sous chaque figure représentent la longueur céphalothoracique de la Galathée correspondante. L'échelle verticale représente la hauteur des figures.

autant que le corps ($\alpha = 0,88$). Ensuite, à partir des individus de 8 millimètres, il y a ralentissement ($\alpha = 0,55$). Jusqu'à une taille relativement grande (18 mm. 5), les femelles se tiennent en général un peu au-dessous des mâles, puis rattrapent le graphique de ceux-ci par accroissement brusque de l'œil (discontinuité). N'ayant pu analyser en détail ce retard temporaire des femelles, je le ramène au cas de *Macropodia* (p. 83) où un décalage comparable des femelles correspond au faible nombre des facettes plus qu'aux dimensions des ommatidies.

Les deux phases essentielles mises en évidence ci-dessus (phase active et phase de ralentissement), se retrouvent pour presque

toutes les parties mesurées chez les mâles, mais le point critique se place, suivant les cas, plus ou moins tard dans la vie des Galathées (graph. 12).

Le nombre des facettes (II) ralentit sa croissance à la même période que le diamètre oculaire, c'est-à-dire chez les individus compris entre 7,5 et 8 millimètres de long. Il en est de même pour la largeur des facettes (α passe de 0,65 à 0,33). Peu après, entre 8 et 9 millimètres de longueur céphalothoracique, apparaissent les facettes externes géantes déjà signalées : elles croissent ensuite comme les éléments normaux voisins. Chez les femelles



Graphique 13. — *Galathea* ♂. Croissance du cristallin et des cellules cristalliniennes en hauteur. Coordonnées arithmétiques. Les abscisses correspondent à la longueur du céphalothorax. Comme ordonnée, chaque point correspond à la moyenne de vingt cristallins de la zone externe de l'œil, mesurés dans l'eau de mer formolée.

Données sur la croissance

Chaque nombre représente la moyenne de 4 à 10 individus pratiquement (bord externe de l'œil). Les nombres de facettes

Interprétation des phases	Longueur du céphalo-thorax	Grand diamètre de l'œil	Nombre des facettes	Largeur d'une facette maxima	Largeur d'une facette moyenne
Stades post-larvaires, accroissement de l'œil presque isométrique à celui du corps.	mm. 5,65 6,80 7,50	mm. 0,85 1,00 1,09	2 200 2 850 3 180	23 μ , 5 26 28,5	21,5 23,5 26,0
Croissance moins rapide de l'œil externe.	8,00 8,80	1,17 1,26	3 300 3 410	30 31	27,5 28,5
Acquisition des caractères sexuels mâles externes.	9,85 10,05 11,5	1,32 1,37 1,43	3 600 3 730 3 860	32 33 33,5	29,5 30,5 31,0
Adultes mâles. La rétine croît plus lentement.	12,2 13,2	1,47 1,52	4 040 4 210	34,5 36	32,0 33,5
Arrêt de croissance du cristallin.	14,4 16,0	1,61 1,72	4 400 4 750	37 28,5	34,0 34,5
Régression des cellules cristalliniennes.	18,4 20 24	1,88 1,99 2,20	5 050 5 360 5 520	39,5 41,5 47,0	37,0 40,0 41,0
Taux d'accroissement final.	4,25	2,6	2,5	2,0	1,9

♂ de *Galathea squamifera*.

même stade. Les ommatidies sont choisies parmi les plus anciennes sont comptés que sur un seul individu par stade.

Diamètre basal de la rétine	Hauteur totale de l'ommatidie	Volume de l'ommatidie moyenne	Volume de N ommatidies moyennes	Hauteur du cristallin	Hauteur de la rétine et du filament intermédiaire
4,5 4,5 5,0	230 275 305	déca μ^3 54 78 106	mm ³ 0,12 0,22 0,34	63 68 72	146 185 205
5,0 5,5	330 355	128 148	0,42 0,50	75 81	222 240
5,0 6,5 7,5	400 415 450	178 200 226	0,64 0,74 0,87	90 97 102	275 280 310
7,5 8,0	485 500	264 292	1,06 1,23	104 113	340 345
8,0 9,5	530 555	320 350	1,40 1,66	120 125	360 380
10,0 10,0 11,0	5,5 590 630	416 494 560	2,1 2,65 3,1	115 120 120	410 420 455
2,4	2,7	10,4	26	1,9	3,1

à ce stade, Mlle INGRAND signale un ralentissement de croissance relative des chélipèdes.

Ensuite se montrent les premières différenciations des pléopodes sexuels mâles et du telson, suivies de l'arrêt d'accroissement très net des cellules cristalliniennes (graph. 13). Chez le mâle morphologiquement adulte, les premiers stades (de 10 à 12 millimètres) se passent sans autre changement. Puis intervient un moindre allongement de la réticule et de l'axe cristallinien; leur hauteur totale (graph. 12, III), qui croissait presque isométriquement ($\alpha = 1,05$) montre désormais $\alpha = 0,5$.

Il reste à décrire le phénomène très marqué d'arrêt de croissance du cristallin, suivi de régression des cellules sécrétrices de cet élément : le graphique 13 et la figure 11 se passent de commentaires. Le contenu cytoplasmique des cellules cristalliniennes, tout d'abord globulaire (grains réfringents de la substance du cône) devient beaucoup plus ténu chez les mâles âgés, ce qui indique un arrêt de la sécrétion.

Les changements énumérés ci-dessus retentissent sur la croissance en volume : c'est surtout lors des premières modifications (nombre et largeur des facettes) que les volumes de l'ommatidie et de l'œil acquièrent une croissance plus lente.

Le tableau III résume ces faits assez complexes de la vie des Galathées mâles.

5° Croissance de *Macropodia rostrata*

(avec les figures 1 et 12, les graphiques 14 à 18)
et les tableaux IV, et XI, p. 151.

A. Rappel de la croissance générale.

L'accroissement des Crabes Oxyrhynques a fait l'objet de plusieurs études : depuis les recherches de G. W. SMITH (1906) sur *Inachus mauritanicus* a paru un travail de SHAW (1928) sur *I. dorsettensis*. *Macropodia rostrata* est également bien connu; CH. PÉREZ (1927) en a précisé le dimorphisme sexuel, et TEISSIER (1933) a fourni une description détaillée de la croissance relative pour les pinces des deux sexes et l'abdomen des femelles.

En vue du présent chapitre, les faits à retenir de ces recherches sont les suivants :

1° Pour faciliter la comparaison avec le mémoire de TEISSIER j'adopterai pour la taille du Crabe le même repère de longueur, c'est-à-dire la distance entre le premier tubercule dorsal de l'abdomen et un point du céphalothorax situé entre les bases des yeux. Cette distance est toujours facile à mesurer, tandis que la pointe rostrale et le bord postérieur du céphalothorax sont souvent cassés ou déformés. Les « tailles » indiquées par la suite se rapportent sans exception à la longueur ainsi définie ;

2° Il existe deux catégories de mâles, les mâles « *forts* » et les mâles « *faibles* » (expressions dues à CH. PÉREZ). Les pinces des mâles forts sont notablement plus grosses que celles des mâles faibles, si bien que leur examen permet en général de séparer à première vue les deux catégories. Un mâle faible passe à un mâle fort en une seule mue, après laquelle la pince montre un accroissement double du taux habituel au cours d'un stade. TEISSIER appelle *mue imaginale* cette mue remarquable. Elle se produit surtout entre 10 et 12 millimètres de taille, mais les variations individuelles sont très grandes à cet égard, si bien que l'on peut rencontrer des mâles forts de 7 millimètres de long et des mâles faibles de 18 millimètres (d'après TEISSIER). Dans le lot moins nombreux examiné ici, cet intervalle se limite entre 9 et 17 millimètres ;

3° Chez les femelles, dont les pinces croissent beaucoup plus simplement, l'abdomen, à une mue donnée, située surtout entre 9 et 11 millimètres (de 9 à 13,5 dans mon lot), prend la largeur correspondant à trois mues de l'accroissement normal. Le passage des femelles « *adolescentes* » aux femelles « *adultes* » (termes de SMITH) les amène à maturité sexuelle : aucune femelle adolescente n'est ovigère.

Je renvoie au travail de TEISSIER pour l'aspect quantitatif de ces phénomènes.

TABLEAU IV

Caractéristiques des lots de Macropodia ♂ examinés.

(240 individus au total).

Evaluation des stades successifs	Nombre d'individus		Taille moyenne mm.	Largeur moyenne de l'œil mm.	Nombre des facettes (moyenne de 4 ind. par stade)	Tailles extrêmes du lot considéré
	faibles	forts.				
I (chiffre conventionnel)	7	.	3,95	0,7	1.200	3,5 à 4,6
II	11	.	5,5	0,84	id.	5,0 à 5,8
III	22	.	6,4	0,92	id.	5,9 à 6,8
IV	48	.	7,88	1,02	1.530	6,9 à 8,6
V	75	3	9,8	1,14	id.	8,8 à 10,9
VI	22	4	11,6	1,23	2.100	11 à 12,7
VII	22	4	14,0	1,43	id.	13 à 15,5
VIII	5	7	16,40	1,50	2.680	15,8 à 17,4
IX	.	9	18,23	1,57	id.	17,7 à 18,9
X	.	1	19,8	1,86	3.465	19,8

B. Morphologie de l'accroissement oculaire (fig. 12).

Les facettes sont régulièrement hexagonales. Elles n'occupent pas toute l'extrémité du pédoncule, celui-ci étant terminé du côté externe par une bosse garnie de poils sensoriels. La région initiale, celle où les éléments sont les plus gros, se trouve dans la sinuosité

dorsale du bord de l'œil (B, *m*). Il y a passage très graduel de ces grandes facettes aux éléments ventraux néoformés (A, *z*). Chez *Macropodia*, contrairement aux Arthropodes déjà étudiés, il n'y a pas grande différence de largeur entre les ommatidies plus âgées et

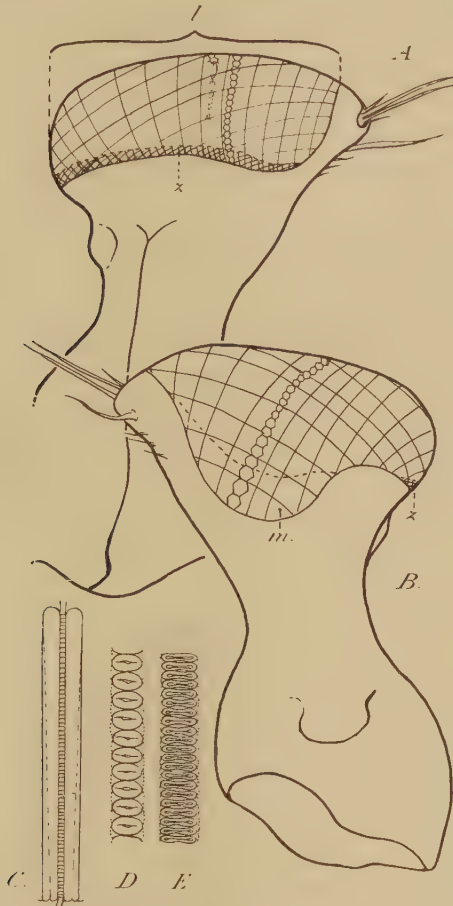


Fig. 12. — Schéma du mode d'accroissement de l'œil chez *Macropodia rostrata*. A, face ventrale de l'œil droit d'un mâle fort ($\times 24$) : *l*, largeur oculaire mesurée (égale ici à 1 mm. 60) ; *z*, zone néoformée à petites facettes. Une file de facettes méridienne est représentée, montrant l'élargissement très progressif à partir de la zone *z*, et une ommatidie médiane est figurée à l'échelle par transparence. B, face dorsale du même œil, où l'on voit les grosses facettes de la zone la plus ancienne *m*. C, schéma de l'élargissement brusque de la base d'une rétine en passant d'un mâle faible (trait pointillé) à un mâle fort (trait plein). D, stries du rhabdome dans une ommatidie jeune (néoformée). E, même partie dans une ommatidie âgée.

les plus jeunes : le rapport entre les facettes extrêmes du même œil atteint au plus 1,3, tandis que dans les cas antérieurs il variait de 2 à 4.

L'ommatidie (fig. 1, p. 12), non décrite jusqu'ici à ma connaissance, ressemble beaucoup à celles de plusieurs Oxyrhynques abyssaux figurées dans le travail de Doflein (1904) : je reviendrai sur ce fait p. 132. La rétine est relativement grande, pourvue de 7 cellules, et l'axe cristallinien (t) reliant le rhabdome à la base du cône est très bref pour un Décapode. Sans insister sur les déformations apportées par la technique histologique, qui ressortent nettement sur la figure 1 A, je rappelle ici que l'ommatidie intacte de *Macropodia* offre une facilité exceptionnelle pour les mesures cellulaires : il est facile d'y voir les divers noyaux (je me suis limité à l'étude des rétinien) et même de compter les stries du rhabdome. Ces « stries » sont en réalité des pastilles empilées les unes sur les autres. Dans les parties jeunes (fig. 12, D) elles se montrent très épaisses, puis s'amincissent notablement au cours de la vie (E). La hauteur du cristallin est mesurée entre la face inférieure de la cornéule et l'extrémité distale du rhabdome, dont la séparation d'avec le très court axe intermédiaire (t) est très visible sur l'ommatidie fraîche.

C. Taux d'accroissement des diverses parties.

Comme pour les Galathées, je me contenterai de noter l'accroissement maximum observable dans le lot étudié, soit les rapports de dimensions entre un mâle fort de 19 mm. 8 de long et un mâle faible de 3 mm. 8 :

Longueur du céphalothorax : $\times 5,2$. Longueur des pinces : $\times 4,1$.	
Largeur ventrale l de l'œil (fig. 12) : $\times 2,7$.	
Hauteur rétinienne.	$\times 2,4$
Diamètre rétinien distal	$\times 1,7$
Diamètre rétinien proximal	$\times 2,2$
Hauteur du cristallin.	$\times 1,8$
Épaisseur cornéenne	$\times 6,9$
Hauteur de l'ommatidie	$\times 2,2$
Diamètre des facettes	$\times 2,0$
Nombre des facettes	$\times 3,0$ (1.150 à 3.465)
Surface de N facettes moyennes	$\times 10$
Volumes :	
Rétinule : $\times 7,7$; ommatidies	$\times 8,1$
Noyau rétinien	$\times 4,9$
Cristallin	$\times 4,0$
Cornéule	$\times 24,5$
N ommatidies moyennes	$\times 24,0$

Il y a une grande analogie avec les taux de la Galathée. Une comparaison plus étendue sera faite, p. 94.

*D. Croissance relative de l'œil par rapport
à la taille céphalothoracique.*

J'ai surtout étudié les ♂, ne mesurant sur les ♀ que le diamètre de l'œil.

Les faits se montrent plus complexes que dans les yeux précédemment mesurés. On peut répartir en deux groupes les résultats obtenus :

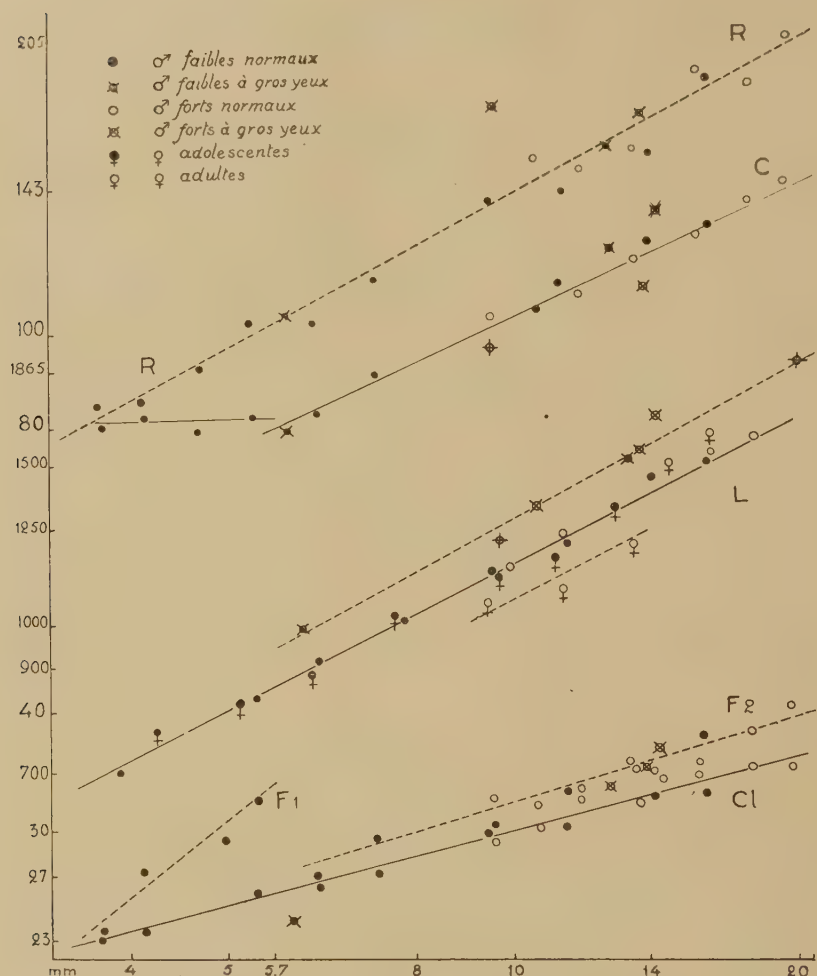
Premier groupe : diamètre de l'œil et des facettes, hauteur de la rétine, du cristallin, et de l'ommatidie : croissance plus ou moins continue, représentable par une relation allométrique simple.

Second groupe : nombre des facettes, diamètres de la rétinule, dimensions du rhabdome et des noyaux rétinien : croissance discontinue, offrant des phases d'arrêt ou de réduction qui se repercutent sur les volumes calculés.

Les phénomènes sont encore compliqués par la présence de quelques individus à croissance oculaire précoce, très en avance sur la moyenne des autres pour la valeur de certaines dimensions et surtout du nombre des facettes.

1° Eléments à croissance plus ou moins continue (graphique 14). Le *diamètre de l'œil* (largeur ventrale l de la fig. 12), mesuré sur les 200 ♀ et les 240 ♂ de mon lot de *Macropodia*, fournit un ensemble de résultats assez cohérent (L, graph. 14) :

Pendant les stades compris entre 9 et 15 millimètres, c'est-à-dire la partie de la croissance où il y a deux sortes de ♀, on constate que les ♀ encore adolescentes se placent sur le même graphique que les ♂, tandis que les ♀ adultes jeunes présentent un retard, imputable surtout au faible nombre des facettes, comme je l'ai vérifié sur quelques individus. Plus tard, aux stades ne comportant plus que des ♀ adultes, celles-ci rejoignent le niveau oculaire des ♂, probablement par une brusque augmentation forte du nombre des facette à une mue. Sans doute, le métabolisme initial des ♀ adultes est-il entièrement tourné vers la maturation des œufs, les individus plus âgés se montrant capables de rattraper le retard des autres parties en croissance. Une explication de ce genre paraît applicable au cas analogue des ♀ de Galathées.



Graphique 14. — Croissance relative chez *Macropodia rostrata*. Coordonnées logarithmiques. En abscisse, longueur du céphalothorax en millimètres. En ordonnée, dimensions en microns de : R, hauteur de la rétine dans la zone la plus ancienne de l'œil des mâles (de 85 à 205 μ) ; C, hauteur correspondante du cristallin (de 80 à 143) ; L, largeur de l'œil aux divers stades (de 700 à 1.865) : pour les ♂ et ♀ normaux, les points représentent des moyennes de 3 à 70 individus par stade, pour les animaux à gros yeux de la partie supérieure, chaque point correspond à un cas individuel. On remarquera le retard de croissance des ♀ adultes entre 10 et 14 millimètres. F₁, F₂, largeur des facettes maxima ; Cl, largeur du cristallin au niveau du renflement le plus grand.

Chez les ♂, sur les 240 exemplaires mesurés, j'ai trouvé deux faibles, de 6 et 13 millimètres de taille respective (soit 1 o/o des faibles), et cinq forts (soit le quart des forts) atteints de précocité dans l'accroissement oculaire. Autant que l'on puisse en juger d'après ce petit nombre, l'anomalie doit apparaître en une seule mue, après laquelle les yeux atteints suivent, avec un décalage en plus, le même type de croissance que les autres. Ces décalages, très manifestes pour le nombre des facettes, se retrouvent dans quelques cas pour les dimensions internes.

La *hauteur rétinienne* (R, graph. 14) montre une croissance relative très parallèle à celle du diamètre oculaire ($\alpha = 0,53$). Un des ♂ forts à gros yeux, de longueur 9,7, se montre très en avance sur les autres. Le *cristallin* (hauteur : C, largeur maximum : Cl) présente au début de la vie larvaire un arrêt de croissance en hauteur. Les *facettes* des diverses zones croissent toutes de même façon : j'ai figuré le cas des éléments les plus anciens : en F₁, ils s'élargissent rapidement (phase où N est constant), puis N augmente à son tour ; il y a rétrécissement des facettes, puis croissance en largeur plus lente ($\alpha = 0,25$). Il en résulte une compensation entre N et le diamètre des facettes, si bien que la *surface oculaire* croît sans discontinuité.

2° Eléments à croissance très discontinue.

Le *nombre des facettes*, contrairement à ceux des Arthropodes déjà suivis, n'augmente pas à toutes les mues. Etant donné la longueur des numérations, je n'ai étudié à chaque stade que quatre mâles de largeur oculaire normale (entre lesquels N varie au plus de 10 o/o). D'autre part, j'ai compté les facettes des yeux anormalement larges (mâles A à G du graph. 15).

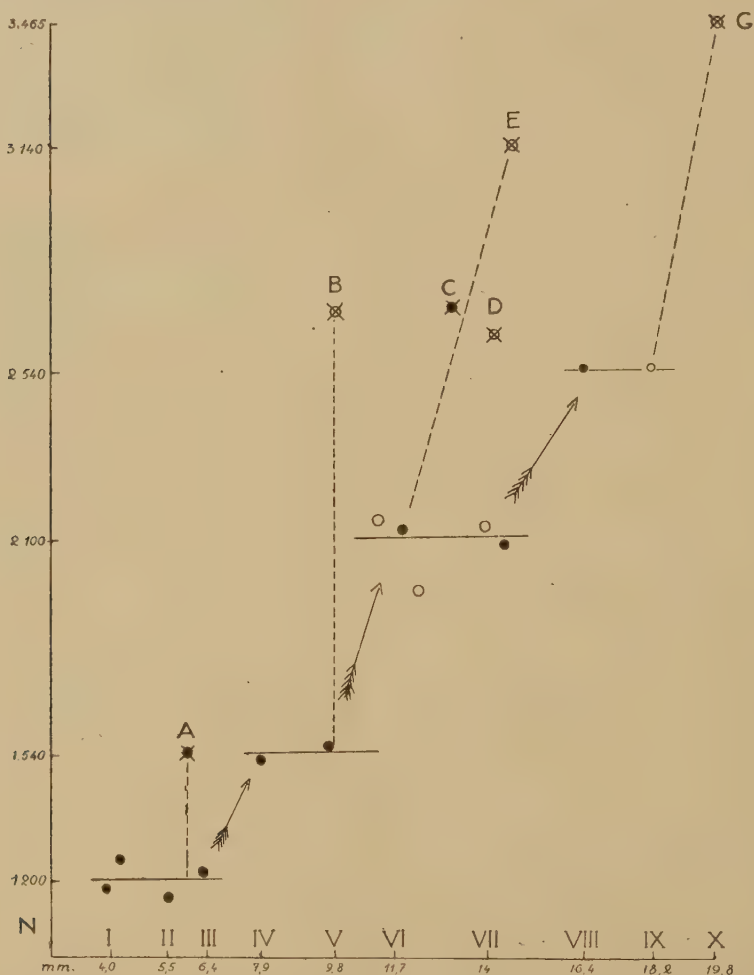
D'après ces premières données, on peut schématiser la croissance la plus habituelle de la façon suivante :

En général, il n'apparaît de facettes nouvelles qu'aux stades approximatifs :

IV. Augmentation moyenne de	335 facettes.
VI. Augmentation moyenne de	560 »
VIII. Augmentation moyenne de	580 »
IX. Augmentation probable inférieure à	620 (d'après le seul ♂ au stade X).

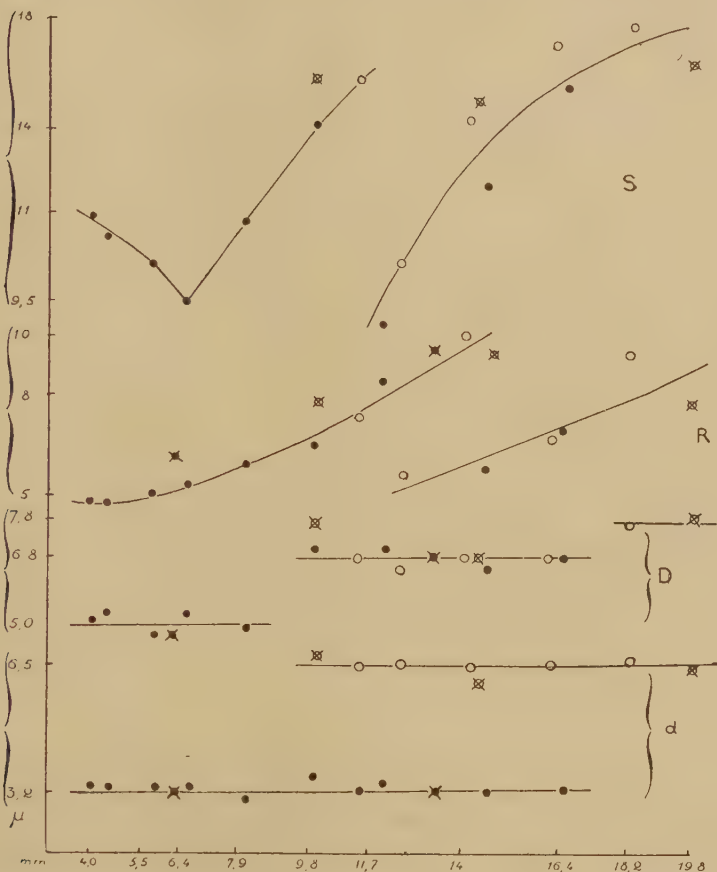
Les quelques individus à gros yeux sont en avance par rapport à leur taille, soit d'un stade (♂ faibles A et C, ♂ fort D), soit de

deux (σ forts *B* et *E*). J'ai figuré par des raccords en pointillé les stades hypothétiques où ces accroissements anormaux ont pu apparaître extérieurement.



Graphique 15. — Croissance du nombre des facettes chez les σ de *Macropodia rostrata*. Coordonnées arithmétiques. En abscisse, tailles en millimètres (moyennes des stades probables de I à X). En ordonnée, nombre des facettes. Les points normaux (voir explication du graphique 14) représentent les moyennes de quatre σ à chaque stade. Les points A à G correspondent à des individus isolés, en avance de croissance. Les traits horizontaux pleins et les flèches schématisent le mode d'accroissement normal ; les traits interrompus indiquent l'époque probable d'apparition des nombres anormaux.

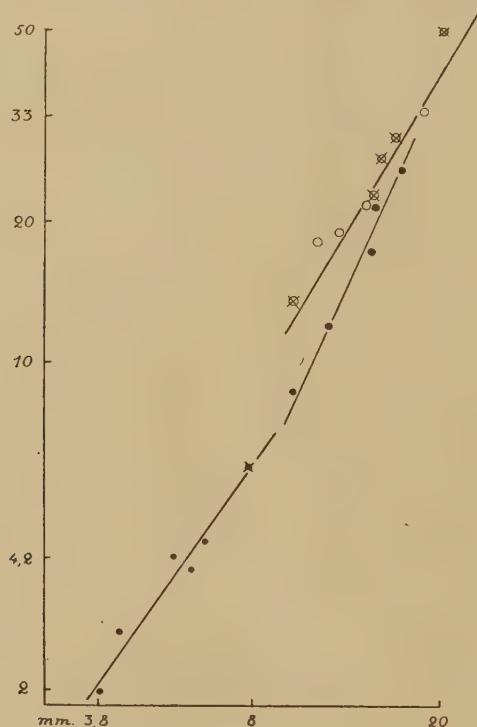
Le grand diamètre distal de la rétine (graph. 16, *D*) est pratiquement constant au cours des quatre premiers stades : ensuite il s'élève à un second palier, puis augmente encore un peu à la fin de la croissance. Ces trois phases coïncident avec les trois conditions



Graphique 16. — Discontinuités de croissance dans la rétine de *Macropodia rostrata* ♂. (Chaque point correspond à la moyenne de vingt rétines, choisies dans la zone âgée à grandes facettes. Pour les signes conventionnels, voir graphique 14). Coordonnées arithmétiques. En abscisse, tailles moyennes des stades en millimètres. En ordonnée, dimensions linéaires en microns de : S, épaisseur de cinq stries dans la zone médiane du rhabdome ; R, diamètre du rhabdome ; D, grand diamètre distal d'une cellule rétinienne ; d, petit diamètre basal de la même cellule : on remarquera que ce dernier diamètre croît seulement lors du passage des ♂ faibles aux ♂ forts : voir aussi fig. 12, C.

possibles des lots de *Macropodia* : durant la première, il n'y a que des ♂ faibles, ensuite un mélange de faibles et de forts, enfin des forts seulement.

Le petit diamètre basal (d) se comporte différemment : tous



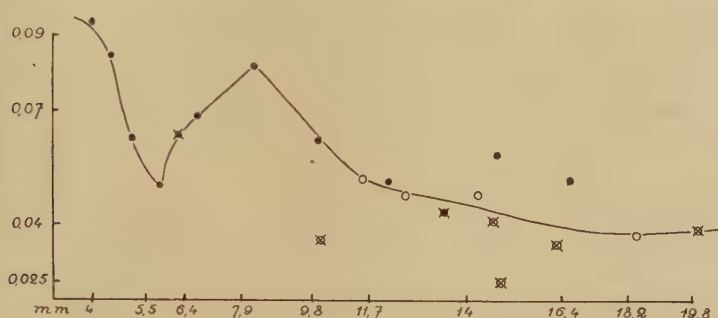
Graphique 17. — Croissance du volume de la cornéule chez *Macropodia rostrata* ♂. Coordonnées logarithmiques. En abscisse, tailles des individus en millimètres. En ordonnée, volumes des cornéules les plus larges de l'œil : les cornéules sont considérées comme prismatiques et leur volume est évalué en décamicrons cubes. Pour les signes conventionnels, voir gr. 14.

les ♂ faibles ont une valeur de ce diamètre proche de $3\ \mu$ par cellule, tandis que tous les ♂ forts ont une valeur double, soit $6\ \mu$, 5 en moyenne : ce changement est schématisé en C sur la figure 1. Il s'ensuit, sans doute, une modification de forme des yeux, dont la surface de base doit s'accroître brusquement chez les ♂ forts, mais je n'ai pas cherché à la vérifier.

Taille et structure du rhabdome (graph. 16, S et R). La hauteur

du rhabdome et son diamètre basal sont égaux à ceux d'une cellule rétinienne, et j'ai constaté qu'ils augmentent de même façon. Le *diamètre distal*, par contre, varie plus fortement que celui des cellules rétiniennes : la courbe *R* montre un décalage très grand entre deux séries de mâles aux stades VI et VII : les uns continuent à croître, pendant que chez les autres il y a baisse du diamètre de 9 à 6 μ .

On se rappelle (p. 82 et fig. 1 : *D, E*) comment les « stries » ou pastilles empilées qui forment le rhabdome sont épaisses chez les jeunes rétines néoformées : il faut s'adresser aux rhabdomes à



Graphique 18. — Variation du rapport nucléo-plasmatique dans une cellule rétinienne de *Macropodia rostrata* ♂. Coordonnées arithmétiques. En abscisse, tailles moyennes du corps aux divers stades, en millimètres. En ordonnée, rapports du volume d'un noyau rétinien moyen au septième du volume total de la rétine (les sept cellules étant considérées comme égales entre elles). Pour les signes conventionnels, voir gr. 14.

disques minces de la partie ancienne de l'œil pour mesurer la croissance totale de ces disques en hauteur : elle se décompose en trois phases bien distinctes (courbe *S*).

Volume des parties. — Les changements constatés ci-dessus pour les hauteurs des cellules n'équilibrent généralement pas les variations de diamètre, si bien que la plupart des augmentations de volume ne suivent pas de règle simple. Un seul cas fait exception : celui du *volume de la cornéule* (graph. 17) : on remarquera le décalage entre ♂ forts et ♂ faibles.

Le graphique 18 représente, en coordonnées arithmétiques, les variations du rapport de volume entre le noyau et cytoplasme d'une cellule rétinienne : il n'y a augmentation de ce rapport que pendant deux stades.

E. *Résumé de la croissance oculaire relative chez Macropodia ♂.*

Dans le lot mesuré, les « tailles » (longueurs céphalothoraciques) des ♂ se placent entre 3 et 20 millimètres. Entre 9 et 17 millimètres, il peut y avoir deux sortes d'individus : *forts* et *faibles*. Les ♂ de plus de 17 millimètres sont tous forts.

Par rapport à la taille, le diamètre de l'œil croît simplement, avec une allométrie minorante de $\alpha = 0,52$. La hauteur rétinienne se comporte de même.

Le nombre des facettes n'augmente pas à toutes les mues : il peut se passer deux ou trois stades sans modification. Malgré cette discontinuité, la surface externe de l'œil s'accroît sans arrêt, car, aux époques où leur nombre est stable, les facettes s'élargissent plus rapidement. Les autres grandeurs présentent différents cas suivant les principales phases de la vie des Crabes. Voici les phénomènes essentiels :

Phase I : taille de 3 à 7 millimètres. — Croissance rapide des facettes. Stabilité de leur nombre, de la hauteur du cône et des diamètres de la rétine. Rien que des ♂ faibles. Le rapport nucléoplasmatique rétinien diminue fortement.

Phase II : taille de 7 à 17 millimètres. — Ralentissement de la croissance des facettes. Le rapport nucléoplasmatique rétinien augmente, puis diminue de nouveau. Des ♂ faibles, à base rétinienne étroite, et des ♂ forts, à base deux fois plus large et à cornée plus épaisse.

Phase III : taille de 17 à 20 millimètres. — Rien que des ♂ forts. Légère augmentation du diamètre distal de la rétine par rapport à la phase II.

Diverses modifications observées entre 7 et 11 millimètres, notamment dans la croissance du rhabdome, atteignent indifféremment les deux sortes de ♂. Seuls deux éléments paraissent toujours augmenter lorsque la mue imaginale fait passer d'un ♂ faible à un ♂ fort : ce sont le diamètre basal de la rétine et le volume cornéen.

Les volumes globaux de l'ommatidie et de l'œil ne croissent pas de façon simple : tout ce que l'on peut dire, c'est que leur croissance par rapport au corps devient plus forte après le stade de taille 8 millimètres.

6° Croissance des yeux réduits chez quelques Crustacés Décapodes (avec le tableau V).

Quelques données, encore bien fragmentaires, peuvent fournir une première indication sur la croissance des yeux incomplets. Il s'agit d'une part, des quatre espèces de Macroures bathypélagiques (*Acanthephyridæ*) mesurées par WELSH et CHACE (1937), d'autre part, des deux formes de Giébies étudiées ici même ; on trouvera p. 128, la description des yeux de ces Thalassinides.

Seuls la taille de la carapace et le diamètre oculaire sont connus à plusieurs stades pour les divers Crustacés : il est intéressant de comparer, à défaut d'autre renseignement, l'accroissement de l'œil à celui de la carapace. Il convient de noter que les résultats utilisés ne concernent qu'une partie assez faible de la croissance totale des espèces.

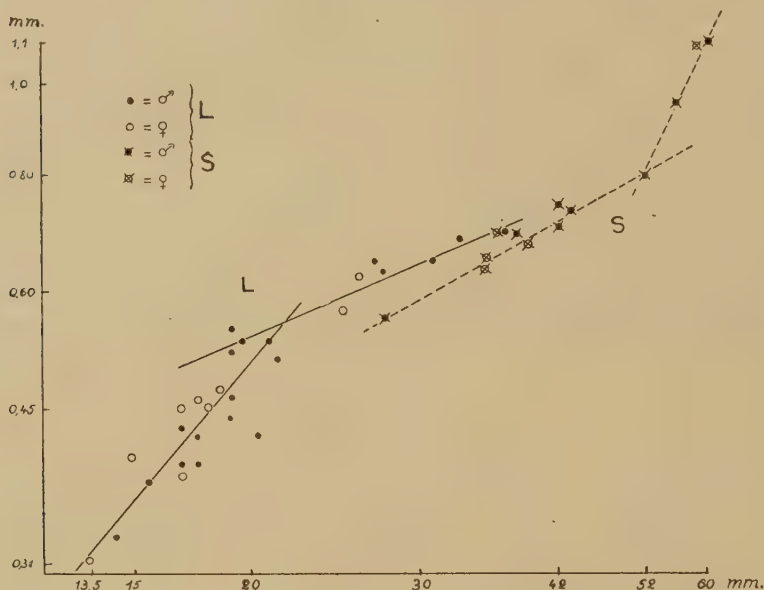
TABLEAU V

Accroissement relatif de l'œil chez quelques Décapodes.

Matériel d'étude	Espèce	Etat de l'œil	Rapport du taux d'accroissement du diamètre oculaire à celui de la carapace
<i>Acanthephyrides.</i> Chiffres calculés d'après le graphique de WELSH et CHACE	<i>Acanthephyra purpura</i>	presque normal	0,84
	<i>Systellaspis debilis</i>	presque normal	0,81
	<i>Hymenodora glacialis</i>	fortement dégénéré	0,75
	<i>Galathea squamifera</i>	normal	0,61
<i>Anomoures</i> du présent travail	<i>Upogebia stellata</i>	fortement réduit	0,74
	<i>U. littoralis</i>	fortement réduit	1,1

En conclusion de ce tableau, il est permis de dire que les petits yeux des trois Décapodes examinés croissent, par rapport à la carapace, de même façon que chez les espèces normales. J'ai reporté

sur le graphique 19 la taille du corps et le diamètre des yeux chez les deux formes de Gébies : malgré le petit nombre des individus disponibles, ce graphique montre déjà une croissance relative de l'œil au moins aussi forte que celle des Galathées.



Graphique 19. — Etude de la croissance relative sur un lot de Gébies. Coordonnées logarithmiques, en millimètres. En abscisse, longueur totale du corps ; en ordonnée, diamètre maximum de l'œil. Le graphique L se rapporte à *Upogebia littoralis*, de Banyuls, et le graphique S, en traits interrompus, concerne *U. stellata*, de Roscoff. Chaque point correspond à un seul individu.

7° Conclusions sur la croissance des yeux.

Sur chacun des Arthropodes étudiés, j'ai cherché à faire une monographie précise, montrant la répercussion sur les yeux des changements physiologiques propres à chaque espèce. Ici, tout au contraire, seront groupés les faits communs à tous les cas, pour donner une première notion des processus les plus généraux.

a) *Morphologie de l'accroissement oculaire.*

L'œil s'étend par l'addition de zones supplémentaires sur l'un de ses bords. La direction de croissance, bien déterminée dans chaque espèce, varie notablement suivant les cas et l'on ne peut émettre aucun principe général : tout au plus peut-on dire que le bord postérieur par rapport à l'animal reste toujours dépourvu de zones néoformées.

A la naissance, les facettes sont séparées par de la chitine transparente, leur forme est circulaire ou carrée. Ensuite, la forme carrée ne se maintient que chez certains Crustacés, les autres espèces montrant assez vite des éléments hexagonaux. Les cristallins, comprimés les uns contre les autres, sont souvent carrés en section dans tous les groupes.

Pendant les jeunes stades larvaires, où la chitine est encore souple, les ommatidies nouvelles apparaissent presque aussi larges que les autres. Puis, plus ou moins tard, la chitine céphalique durcie comprime latéralement les jeunes facettes, qui deviennent parfois très étroites. Il arrive même assez souvent (par exemple chez l'adulte du Criquet pèlerin) que toutes les facettes de l'œil diminuent de diamètre après la dernière mue.

Très généralement, l'ommatidie possède, à la naissance de l'animal, son nombre de cellules définitif. Sa structure change peu, malgré l'accroissement notable des parties : toutefois il faut noter la régression des cellules cornéennes et cristalliniennes une fois leur fonction sécrétrice accomplie : cette régression est précoce dans l'œil de Galathée, où elle aboutit à un arrêt de croissance du cristallin.

Les ommatidies supplémentaires se forment par poussées successives, en accord avec le rythme des mues : celles de la mue à venir sont déjà prêtes sous la chitine périoculaire. Il faut remonter deux stades en arrière au moins pour assister aux proliférations cellulaires qui ont donné les nouveaux éléments parus au stade considéré. Le nombre des facettes augmente après chaque mue, sauf chez *Macropodia*, où des périodes d'arrêt dans sa croissance se trouvent compensées par des accroissements très forts à certains stades.

b) *Taux de croissance des diverses parties* (tableau VI).

Les *taux d'accroissement après chaque mue* restent généralement du même ordre au cours des stades successifs : rien dans mes résultats ne confirme les vues de PRZIBRAM, basées sur le seul cas de *Sphodromantis*, d'après lequel certaines mues ne marqueraient aucune augmentation cellulaire. Seuls les stades critiques, par exemple ceux de maturation génitale, présentent des valeurs anormales pour les taux de croissance de l'œil : mais, en tous cas, ces stades même comportent un accroissement local des ommatidies.

Il reste à comparer les *taux de croissance globaux*, d'un bout à l'autre de la vie de l'animal. Je les ai mis en parallèle sur le tableau VI : pour les Insectes, entre l'adulte et le nouveau-né, pour les Crustacés, entre les deux tailles extrêmes observées dans mes lots. A mes propres résultats, j'ai ajouté les données de JÖRSCHKE (1914) d'après ses figures sur les stades extrêmes de *Dixippus morosus* et *Phyllodromia germanica*, celles de DOFLEIN (1904) sur le *Platymaia Wyville Thomsoni*, Brachyoure abyssal à gros yeux, et les chiffres de TEISSIER (1931) sur l'élargissement des facettes.

Malgré l'éloignement systématique des Arthropodes considérés, les grandes différences de leur taille et du nombre de leurs mues, quelques taux d'accroissement oculaire varient peu suivant les espèces : il y a donc une limite assez uniforme à l'augmentation de certaines parties.

Tel est le cas du *diamètre des facettes*. En plus des taux inscrits au tableau ci-dessous, on possède les données suivantes :

Blatte <i>Stylopyga orientalis</i> (d'après TEISSIER)	1,93
<i>Notonecta glauca</i> (d'après TEISSIER).	2,32
<i>Carcinus mænas</i> (d'après TEISSIER)	1,9
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (d'après TEISSIER)	2,25
Ecrevisse (d'après BERNHARDS).	3,1
<i>Sphodromantis</i> (d'après SZTERN).	3,13

Notons que quelque soin est nécessaire pour comparer la même région de l'œil entre deux Arthropodes d'âge très différent : j'ai montré que sur un même œil, les facettes peuvent varier en largeur de 1 à 2, dans plusieurs cas de 1 à 3. Aussi, les chiffres des auteurs non informés de ce fait, et surtout ceux de SZTERN, demandent-ils

TABLEAU VI. — *Comparaison des taux de croissance oculaire entre huit Arthropodes.*

Pour les Insectes, chaque taux est le rapport entre la valeur de l'adulte et celle du nouveau-né.
Pour les Crustacés, il s'agit des deux stades extrêmes étudiés.

Élément mesuré	<i>Gryllus domesticus</i>	<i>Schistocerca gregaria</i>	<i>Dixippus morosus</i> ⁽¹⁾	<i>Phyllodromia germanica</i> ⁽¹⁾	<i>Notonecta maculata</i>	<i>Galathea squamifera</i>	<i>Macropodia rostrata</i>	<i>Platymaia</i> ⁽¹⁾ <i>Wyville-Thomsoni</i>
Longueur du corps, ou du céphalothorax (Crustacés)	10	6,2	5,7	5,3	5,2	4,2	5,2	6,1
Largeur céphalique . . .	6	3,7	3,3	»	3,25	»	»	»
Diamètre oculaire . . .	6,2	2,8	2,2	»	3,4	2,6	2,7	7,5
Nombre des facettes N. . .	17	3,8	»	»	4,1	2,5	3,0	»
Diamètre d'une facette moyenne . . .	2	2	1,9	1,9	1,75	1,9	2,0	2,4
Surface de N facettes moyennes . . .	37	9,3	»	»	13,4	9,0	10,3	»
Rétinule. . .	5,3	4,0	3,1	3,0	3,15	3,1	2,4	3,7
Cristallin . . .	5,6	3,7	3,2	2,2	1,7	1,9	1,8	3,8
Cornéule . . .	6	»	2,5	6,4	4,7	»	6,9	7,4
Grand diamètre	4,6	1,7	1,7	1,6	2,3	»	1,7	1,9
Diamètre basal.	2,1	1,7	1,7	1,8	2,0	2,4	2,2	»
Rétinule. . .	100	10	9	8,7	15	»	7,7	»
Cristallin . . .	135	16	10,4	20	3,5	5,5	4,0	15
Cornéule . . .	13	»	10	21	19	»	24,5	43
Ommatidie. . .	19	9,1	9,2	10	10,8	10,4	8,1	»
Volume de N ommatidies moyennes . . .	320	35	»	»	39	26	24	»

⁽¹⁾ Chiffres d'après Jörschke (ommatidies de Blatte et de Dixippe), Teissier (facettes et corps du Dixippe), Doflein (*Platymaia* pris du « stade I » au « stade VII »).

une vérification. Si l'on excepte l'Ecrevisse, où les individus très gros peuvent dépasser le taux habituel, l'accroissement total d'une facette reste compris entre 1,75 et 2,4. En moyenne, il y a doublement de diamètre au cours de la vie.

Un autre élément double aussi de diamètre : c'est la *largeur basale de la rétine*, dont les taux connus s'inscrivent de même entre 1,7 et 2,4. Ces deux grandeurs ainsi limitées donnent lieu aux remarques suivantes :

1° Il s'agit de surface très comprimées latéralement par la prolifération des ommatidies nouvelles : il se trouve que leur accroissement est toujours freiné de même façon.

2° Les deux extrémités de l'ommatidie : facette et base de la rétine, changent de diamètre à peu près isométriquement. Donc, le rapport entre les surfaces externe et basale de l'œil composé reste à peu près constant au cours de la vie.

D'autres coefficients de croissance totale se montreraient encore généralisés si l'on éliminait le cas du Grillon domestique, dont la forte croissance dépasse de 2 à 4 fois celle des autres espèces mesurées. Par ailleurs, on retrouve pour le Grillon les taux habituels si l'on prend pour point de départ, non pas l'éclosion, mais le stade critique V (voir p. 44). En somme, toute la première phase de la vie larvaire du Grillon est une phase très précoce : il n'en est que plus remarquable que les diamètres des facettes et de la base rétinienne ne s'accroissent pas plus qu'ailleurs.

Si donc nous éliminons le Grillon, les autres Arthropodes considérés montrent les taux suivants :

Le <i>diamètre oculaire</i> est multiplié par	2,6 à 3,4 (7,5 pour le très gros œil de <i>Platymaia</i>).
Celui du <i>cristallin</i>	1,5 à 2
La <i>surface de l'œil</i>	9 à 13,4
Le <i>volume d'une ommatidie</i>	8,1 à 11

En résumé, les grandeurs *transversales* de l'œil, limitées par des compressions périphériques, ont un accroissement global peu variable. Par contre, les éléments *radiaux* (hauteur des cellules et de la cornée) sont plus libres de croître et suivent beaucoup mieux la taille d'ensemble de l'animal : on remarquera la proximité frappante des taux entre la hauteur rétinienne et la largeur céphalique chez les trois Insectes mesurés. Le cristallin et la cornéule, produits de sécrétion, se montrent beaucoup plus variables suivant

l'espèce étudiée. Enfin, le *nombre des facettes*, grandeur bien distincte, dépend surtout de l'aptitude à la division des cellules hypodermiques initiales en ce qui concerne son taux de croissance propre.

**c) Modification des propriétés optiques
au cours de la croissance.**

Le *champ visuel* s'accroît avec l'œil, moins toutefois qu'on ne pourrait le penser, car la courbure oculaire diminue avec l'âge : nous avons noté que le rapport de diamètre entre les deux extrémités de l'ommatidie ne change guère, si bien que lorsqu'elle s'allonge (sa hauteur est multipliée par deux à cinq) sa forme devient plus cylindrique et l'angle solide embrassé par un même nombre d'ommatidies baisse. D'après les théories classiques sur la vision des Arthropodes, celle-ci est d'autant plus précise que les facettes sont plus étroites et plus nombreuses. Or, le nombre des ommatidies augmente de 1 à 3 et jusqu'à 17 dans les cas examinés, tandis que le diamètre d'une facette n'est multiplié que par 2. Si l'on ajoute que les parties réfringentes achèvent leur structure chez l'adulte, une amélioration des images au cours de la croissance paraît presque certaine. C'est tout ce que l'on peut dire actuellement, aucune théorie optique satisfaisante ne tenant compte du nombre des facettes dans ses formules de réfraction.

d) Croissance relative (avec le tableau VII).

L'examen détaillé de chaque espèce montre le plus souvent des croissances oculaires assez simples par rapport à la taille de l'animal. Parfois même, comme dans le cas du Grillon domestique, une relation allométrique du type $y = b x^a$ représente avec une précision particulière l'accroissement relatif moyen. Les dimensions des ommatidies, mesurables avec une netteté peu courante pour des tailles cellulaires, se relient donc en général à celles du corps suivant les règles de corrélation préconisées par HUXLEY et TEISSIER. Seul, le Crabe Oxyrhinque hautement spécialisé, *Macropodia rostrata*, se prête moins bien à l'application de ces règles : la croissance discontinue de plusieurs de ses dimensions entraîne pour

les rapports de volumes des conséquences très compliquées. Toutefois, son diamètre oculaire et sa hauteur ommatidienne gardent avec la taille des relations beaucoup plus simples, rappelant les autres cas étudiés.

Quelques conclusions générales sont également possibles pour les changements de corrélations au cours de la vie larvaire. D'après mes résultats, je puis dire que la constante d'équilibre α , et plus rarement l'indice origine b , changent à peu près uniquement au voisinage de la puberté, le sens et la date de cette modification variant avec les espèces. Il est curieux de noter l'importance du nombre 2 dans le cas de α : chez le Grillon domestique, α double généralement après la première phase larvaire, chez la Galathée, cette constante d'équilibre diminue au contraire de moitié. Le Criquet pèlerin et la Notonecte, Insectes d'éclosion tardive, montrent une croissance très condensée, d'allure uniforme au cours des cinq stades larvaires. Enfin, le cas si spécial de *Macropodia* comporte de nombreuses discontinuités (décalage de b), phénomène rare partout ailleurs.

Il reste à comparer la croissance des divers éléments à celle de la taille du corps (tableau VII). L'accroissement le plus faible, déjà remarqué ci-dessus, se présente pour les surfaces comprimées latéralement (facettes, base des rétinules). Les constantes d'équilibre pour la hauteur des ommatidies, qui dépend surtout de celle de la rétinule, sont comprises entre 0,5 et 0,8 (TEISSIER avait prévu une valeur voisine de 1). Le nombre des facettes montre un α de même ordre (0,6 à 0,8) par rapport à la taille du corps. Il en est de même pour le volume total de l'œil par rapport au cube de la taille (TEISSIER, pour le nombre des facettes, indiquait une constante d'équilibre probable égale ou légèrement supérieure à 1 : en fait, il y a presque toujours allométrie minorante).

Les parties réfringentes sécrétées (cornéule et cône) croissent en général de façon complexe, sauf chez les Orthoptères mesurés ici. Dans l'ensemble, la seule dimension qui se comporte simplement par rapport à la taille du corps, dans tous les cas étudiés, est la hauteur rétinienne. On peut, en première analyse, rendre compte de ce fait en considérant la rétine comme directement alimentée par la circulation générale, les zones plus externes étant soumises à une nutrition plus irrégulière.

TABLEAU VII. — Croissance de l'œil comparée à celle du corps.

Comparaison des constantes d'équilibre α suivant les Arthropodes mesurés (α est noté par rapport à la longueur du corps pour les tailles cellulaires et le nombre des facettes, par rapport au carré de cette longueur pour la surface oculaire, et par rapport à son cube pour les volumes. Les astérisques * désignent une croissance complexe, où la constante moyenne inscrite n'a qu'une valeur indicative ; les guillemets » marquent les cas encore plus compliqués, non représentables par une relation allométrique simple. D et d représentent une discontinuité, forte ou faible, entre deux phases de la croissance).

Élément	Grillon		Cri- quet	Noto- necte	Galathée		Macropodia	
	Phase 1	Phase 2			Phase 1	Phase 2	Phase 1	Phase 2
Largeur de la tête . . .	0,55	1,13	0,74	0,65 *	.	.	.	.
Diamètre de l'œil . . .	0,55	1,13	0,56	0,7	0,88	0,55	0,52	
Diamètre d'une facette . .	0,25 d	0,50	0,34	0,35	0,65	0,33	0,85 D	0,25
Nombre des facettes N .	0,82	1,66	0,72	0,76	1,16	0,52	»	»
Hauteur de la rétine . .	0,70		0,80	0,66	1,05	0,5	0,53	
Diamètre de la base de la rétine . .	0,50	0,65	0,70	0,60	0,30	0,70	»	»
Volume de la rétine . .	0,57	0,70	0,42	0,54	.	.	0,2 D	0,5 *
Surface de N facettes moy.	0,48	1,60	0,62	0,72	0,96	0,62	0,54 *	
Volume de l'ommatidie	0,30	0,60	0,53	0,45	0,54 *		0,3 D	0,4 *
Volume de N ommatidies moyennes .	0,64	1,17	0,68	0,73	0,75		0,4 D	0,6 .

VI

STRUCTURE DES YEUX RÉDUITS

Introduction.

Beaucoup d'Arthropodes présentent une réduction plus ou moins forte des organes visuels. Cela s'observe surtout chez les espèces menant une existence souterraine et chez les parasites. Parmi les hôtes des grandes profondeurs marines, l'atrophie des yeux est moins courante : sur 450 Brachyours différents récoltés en profondeur par les expéditions océanographiques, DOFLEIN note que 380 (85 o/o) possèdent des yeux en apparence normaux. Entre les 70 espèces restantes, 65 ont encore de petits yeux et 5 seulement montrent une cécité complète. Enfin, divers Insectes épigés sont aveugles, surtout dans les pays tropicaux : l'exemple le plus classique est celui des Fourmis nomades africaines du genre *Anomma*, dont les ouvrières et les femelles n'ont plus que des rudiments internes de lobes optiques.

Bien que des milliers de cas d'yeux réduits soient brièvement signalés grâce aux révisions systématiques, les descriptions précises et utilisables sont encore très peu nombreuses.

Cela tient d'abord à la rareté des espèces microphthalmes, généralement moins abondantes et moins répandues que les formes aveugles. C'est ainsi que les divers *Trechus* montagnards à petits yeux étudiés par le Dr R. JEANNEL sont presque tous très localisés ou situés sur des massifs peu accessibles. Pour avoir en nombre un Carabique intéressant, j'ai dû récolter le *Ceuthosphodrus navarricus*, cantonné dans un étroit secteur du pays basque. Quant aux Crustacés, le matériel ramené par les croisières de recherche ne permet pas toujours de bonnes études d'anatomie microscopique, surtout si son examen n'est fait que plusieurs années après la capture.

D'autre part, certains auteurs peu familiarisés avec la structure et le développement des yeux normaux profitent de la rencontre d'une espèce rare pour en décrire les organes visuels. Il en résulte

une publication fragmentaire, où l'interprétation des parties laisse plus ou moins à désirer. Trop peu d'anatomistes, enfin, tiennent compte de la dimension relative des organes : un œil très petit peut être parfaitement normal s'il appartient à un animal de faible taille, et, inversement, des yeux de plus de mille facettes sont parfois dégénérés intérieurement. J'en donnerai plus loin divers exemples.

Comme conséquence de ces deux ordres de faits : rareté du matériel et insuffisance des descriptions, il n'y a jusqu'ici que trente Insectes et vingt Crustacés environ connus de façon satisfaisante. En dehors de ces espèces, une quarantaine de cas, étudiés plus sommairement, nous renseignent sur quelques aspects au moins des phénomènes de réduction.

Pour le présent travail, j'ai réuni une trentaine d'Arthropodes fouisseurs ou cavernicoles. Dix Insectes (Fourmis et Coléoptères) se sont révélés après examen comme très peu réduits au point de vue optique, malgré l'aspect plus ou moins anormal de l'œil externe. Sur les vingt autres espèces, j'ai trouvé huit cas d'yeux légèrement atrophiés, sept exemples de régression plus complète, et cinq de cécité absolue.

Pour la clarté de la lecture, je séparerai ci-dessous les Insectes des Crustacés. Bien que ces deux groupes offrent quelque dissemblance dans l'ordre de régression des éléments visuels, il reste assez de points communs pour établir une généralisation fructueuse après avoir résumé les faits relatifs aux deux classes.

A. Insectes.

1° Historique.

La première étude sur des Insectes souterrains est due à LESPÈS (1868). Par simple dissection, il constate l'absence totale d'appareil optique chez divers Coléoptères (*Aphænops*, *Claviger*, *Langelandia*, etc.). Assez longtemps après, PACKARD (1889), dans un gros mémoire sur la faune cavernicole d'Amérique du Nord, figure de nombreuses coupes de têtes, souvent peu utilisables. La seule conclusion à en tirer est aussi l'absence probable de tout organe visuel chez les Carabiques examinés.

Les travaux suivants concernent les Orthoptères et Isoptères :

SCHIMMER (1909) publie une figure de l'œil réduit chez le Grillon aptère *Myrmecophila acervorum*, et JÖRSCHKE (1914) traite de la Sauterelle cavernicole *Troglophilus cavicola*, très analogue au *Dolichopoda* étudié ici, et du Dermaptère africain *Hemimerus talpoides*, parasite d'un Rongeur. Les Termites sont assez bien décrits par VON ROSEN (1913) et JÖRSCHKE : la plupart des ouvriers et des soldats sont aveugles ou n'ont plus que de très faibles rudiments d'organes visuels.

L'œil composé des Hyménoptères souterrains a fait l'objet de deux études particulièrement instructives : F. PICARD (1923) examine le mâle aptère du Chalcidide *Melittobia acasta*, puis envisage les caractères généraux de réduction des yeux d'Insectes. A. WERRINGLÆR (1932) démontre que les ocelles frontaux des Fourmis nomades appartenant au genre *Eciton* sont des yeux composés modifiés, pourvus chacun d'une lentille unique. Je reviendrai plus loin sur ces recherches.

Les mutations oculaires des Drosophiles sont encore assez peu connues histologiquement : JOHANNSEN (1924) décrit l'anatomie de quelques mutants de *D. virilis* et *D. melanogaster* ; RICHARDS et FURROW (1925) suivent à cet égard les formes *eyeless* de *D. melanogaster* ⁽¹⁾.

Le groupe si nombreux des Coléoptères souterrains reste très peu étudié au point de vue optique. Dans les monographies systématiques du Dr R. JEANNEL sur les *Bathysciinæ* (1911) et les *Trechiniæ* (1926), on trouve quelques généralités sur la morphologie externe des yeux atrophiés. L'œil de ces Insectes est d'autant plus rapproché de la base des mandibules qu'il est plus petit : cela rappelle, à mon avis, la position très antérieure de l'ébauche oculaire nymphale. En 1932, j'ai publié une étude anatomique sur quelques Carabiques : les résultats essentiels en seront précisés ci-dessous.

La Blatte *Alluaudellina cavernicola*, d'après L. CHOPARD (1932) ne possède plus que trois à six facettes chez la ♀, l'œil des ♂ étant plus gros et variable parallèlement à la taille des ailes : cette corrélation entre aptérisme et réduction des yeux est un phénomène très général chez les Insectes.

(1) J'ai eu l'occasion de couper quelques têtes de Drosophiles à petits yeux des mutations *bar* et *ultra bar*. La taille et la structure des ommatidies ne semblent pas modifiées.

2° Etude de quelques groupes.

Orthoptères et Isoptères.

La structure de l'œil normal est particulièrement constante dans ces deux ordres. Qu'il s'agisse d'une Blatte, d'un Phasme, d'une Mante, d'un Orthoptère sauteur ou d'un sexué ailé de Termite, on observe, d'après JÖRSCHKE, une conformation ommatidienne très voisine de celle du Grillon domestique, figuré ici pl. V. Tout au plus faut-il noter, parmi les sexués des Termites, un faible développement du cône et de la cornéule, coïncidant avec l'aspect embryonnaire des cellules sécrétrices de ces parties (noyaux et cytoplasme encore volumineux ⁽¹⁾). Il me paraît inutile de figurer ici l'ommatidie du ♂ ailé de *Cubitermes fungifaber*, que M. P. GRASSÉ a bien voulu m'envoyer pour étude : elle est presque identique à celle de *Leucotermes lucifugus* figurée par VON ROSEN.

Chez les Sauterelles vraies (Phasgonurides), une tribu entière, celle des *Rhaphidophorinæ*, est aptère et décolorée, avec de petits yeux et des appendices très allongés. J'en ai capturé deux représentants : *Tachycines asynamorus* (fig. 13, B), espèce d'Extrême-Orient devenue fréquente dans les serres chaudes d'Europe, est tachée de brun et possède des yeux assez gros et convexes. *Dolichopoda palpata*, race *Azami*, commune dans les grottes méridionales des Alpes françaises, est entièrement décolorée. Ses yeux, toujours noirs, sont petits et peu convexes (fig. 13, C). Enfin, pour comparer à ces deux formes une Sauterelle normale, j'ai

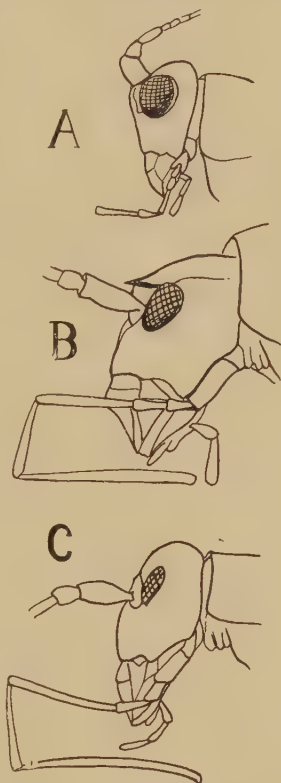


Fig. 13. — Têtes vues de profil chez trois Phasgonurides ($\times 3,8$). A, *Tylopsis thymifolia* ♂, de 16 mm. de longueur totale ; B, *Tachycines asynamorus* ♂, de même taille ; C, *Dolichopoda palpata* *Azami*, ♂ de même taille.

(1) Ces caractères existent aussi chez certains ♂ de Fourmis (voir p. 116).

choisi *Tylopsis thymifolia*, Insecte de Provence à facettes très nombreuses (A), dont la longueur du corps est analogue à celle des précédents.

En mesurant ces Orthoptères, on constate un phénomène déjà bien établi, à savoir la variabilité individuelle très forte chez les Insectes aptères vivant en colonies isolées :

Par exemple, pour cinq mâles adultes de chaque espèce, choisis de taille très voisine (15 mm. 5 à 16 mm. 5), voici les nombres extrêmes de facettes :

<i>Tachycines</i> . . .	530 à 700	(28 o/o de variation relative)
<i>Dolichopoda</i> . . .	465 à 595	(26 o/o)
<i>Tylopsis</i> . . .	2.370 à 2.580	(8 o/o)

Ayant disposé de peu de femelles, j'ai simplement observé que leur nombre de facettes est généralement inférieur à celui des mâles de même taille, ce qui est bien établi chez le Grillon domestique (p. 44).

Sur des coupes (pl. IV, fig. 1 à 3), on remarque le faible diamètre des facettes et rétinules du *Tylopsis* (fig. 1) : cela correspond au fait général observé ici, que la compression des éléments augmente avec leur nombre, d'où réduction des diamètres.

L'ommatidie de *Tachycines* (fig. 2), identique en structure à celle du *Tylopsis*, est aussi haute, mais presque deux fois plus volumineuse. Celle de *Dolichopoda* se montre plus réduite (fig. 3). Si la cornéule et le cône ne sont modifiés ni en dimension ni en structure, par contre la rétinule est raccourcie de plus d'un tiers, et son rhabdome est élargi. Les noyaux rétiniens restant de même taille que chez *Tachycines*, on peut en déduire que le rapport nucléo-plasmatique est plus élevé, ce qui est un caractère embryonnaire. Les cellules pigmentaires périphériques sont plus hautes et mieux séparées du cône que chez les autres espèces, fait conforme à la plus grande différenciation des mélanophores dans les yeux d'Arthropodes obscuricoles peu évolués. On remarquera de plus l'absence des cellules pigmentaires accessoires (fig. 1 et 2, p a) qui entourent la base du cône des deux autres Sauterelles, et la présence d'une cellule basale (b).

En résumé, les Dolichopodes montrent un système réfringent normal et un léger raccourcissement rétinien. Les ganglions optiques paraissant égaux à ceux de *Tachycines*, il y a tout lieu de

penser que l'œil de ces Insectes est encore pleinement fonctionnel.

Une autre Rhaphidophorine, *Troglophilus cavicola*, des grottes de Carniole, a été décrite par JÖRSCHKE. L'ommatidie offre les plus grandes analogies avec celle de *Dolichopoda palpata*, mais il est impossible de comparer les dimensions car l'auteur ne donne, ni la taille des individus inclus, ni l'échelle de ses figures.

Le petit Grillon aptère commensal des Fourmis, *Myrmecophila acervorum*, possède, d'après SCHIMMER, des yeux aplatis, noirs, pourvus chacun d'environ 25 facettes. La rétine est très courte, d'aspect embryonnaire avec ses énormes noyaux, mais le rhabdome est très différencié, fortement élargi vers son extrémité distale, ce qui n'est pas un trait du développement. Les noyaux cornéens et cristalliniens sont cinq fois plus courts que ceux de la rétine, et il ne semble pas exister de cônes visibles : sur ce dernier point, il reste un doute, car les petits cônes des yeux réduits peuvent se détacher facilement des coupes.

Chez le Dermaptère parasite *Hemimerus talpoides*, JÖRSCHKE ne signale comme rudiment de l'appareil visuel qu'un petit ganglion, probablement optique, accolé au cerveau.

Examinons brièvement le cas des *ouvriers et soldats de Termites* :

Le seul genre où des yeux relativement bien développés existent chez ces castes est le genre *Hodotermes*, qui forme une sous-famille très à part parmi les Protermitides. Les soldats et ouvriers circulent en plein jour. Leurs ommatidies, très courtes, comprennent des cellules distales volumineuses entourant de petits cônes, et des rétines apparemment dépourvues de rhabdomes et de pigment, d'après JÖRSCHKE. Il n'existe que deux ganglions optiques, de faible taille. La cornée est un prolongement aminci de la chitine banale.

Les autres genres examinés par ROSEN et JÖRSCHKE ne possèdent plus que des rudiments oculaires. On peut prendre pour type l'ouvrier de *Termes* (*Odontotermes*) *dives* Hag., décrit par les deux précédents auteurs. Chez cette espèce malaise, l'œil est réduit à une tache pigmentée, recouverte par la chitine céphalique. Cette tache correspond à un syncytium hypodermique contenant trois assises de noyaux (équivalant sans doute aux trois assises des stades initiaux des Fourmis, voir pl. I). Un nerf optique très étroit relie cet ensemble à un seul ganglion accolé au cerveau. Les noyaux

superficiels de l'œil sont relativement petits, mais ceux de l'écorce ganglionnaire sont gros.

Chez d'autres Termites (jeunes de *Reticulitermes lucifugus* ouvriers de *Termes* (*Hypotermes*) *obscuriceps*, *Termes* (*Odontotermes*) *monodon*, *Trinervitermes Holmgreni*), les dispositions de l'appareil visuel sont aussi très embryonnaires. Il ne subsiste qu'un ou deux ganglions optiques. Enfin, de nombreuses espèces sont complètement aveugles : ainsi, les trois formes que j'ai étudiées d'après le matériel de M. P. GRASSÉ (*Cubitermes fungifaber*, *Coptotermes Sjöstedi*, *Bellicositermes natalensis*) paraissent n'avoir même plus de ganglions internes.

Je rappelle ici que l'œil des sexués ailés est complet, très analogue à celui des Blattes. Au cours de la vie souterraine des adultes, il peut y avoir une dégénérescence des ommatidies. Un seul exemple est connu à cet égard : la reine âgée de *Bellicositermes bellicosus* (d'après JÖRSCHKE) ne présente ni cristallins ni cellules cornéennes. Sa rétine, très raccourcie, se borne à une masse pigmentée. Les ganglions optiques se délaminent en fibres isolées.

Tous ces Termites mériteraient une description nouvelle, compte tenu du développement normal de l'appareil visuel.

Coléoptères.

D'après nos connaissances actuelles, la structure des yeux est assez constante à l'intérieur de chaque ordre d'Insectes : on vient d'en voir un exemple pour les Orthoptères. Seul fait exception à cet égard le vaste groupe des Coléoptères, où l'ommatidie montre de grands changements suivant les familles ou même les genres considérés. Le mémoire de KIRCHHOFFER (1908) a donné la notion de ces singularités pour la seule section des Pentamères, et je crois que l'étude des nombreuses familles encore inconnues au point de vue oculaire pourra contribuer à établir leurs affinités systématiques.

Sans épiloguer plus longtemps sur ces faits, je rappelle simplement que la majorité des Coléoptères sont dépourvus de cônes cristallins. On ne trouve ces organites que dans la grande division des *Adephaga* (Carabiques, Dytiscides, etc.) et dans la famille isolée des Scarabéides. Je décrirais ici le cas de huit Carabiques, dont deux aveugles, et celui de trois Ténébrionides.

a) Carabiques.

Dans l'ouvrage déjà cité, KIRCHHOFFER examine une douzaine de représentants de cette famille, parmi lesquels il ne figure complètement que l'ommatidie du Carabe *Procrustes coriaceus*. Les autres genres nocturnes à yeux moyennement développés s'en rapprochent beaucoup au point de vue anatomique : les différences spécifiques s'expliquent, dans une large mesure, par la taille des Insectes (les plus grands possédant les ommatidies les plus hautes) et par les nombres de facettes relatifs (les éléments se trouvant d'autant plus comprimés que ces nombres sont plus élevés).

Depuis mon travail de 1932 sur les yeux de ce groupe, j'ai eu l'occasion de modifier mon point de vue sur les phénomènes d'atrophie. De plus, j'ai mesuré à l'état frais les cellules oculaires, ce qui permet de représenter plus exactement leurs proportions. Enfin, l'étude supplémentaire de l'espèce *Trechus angusticollis* offre un certain intérêt pour la compréhension des cas plus évolués. L'exposé qui va suivre différera donc notablement de celui de 1932.

Trechus angusticollis est un petit Insecte pyrénéen vivant au voisinage des neiges persistantes. L'œil, convexe et normalement pigmenté, possède en moyenne 100 facettes et présente une allure ommatidienne primitive. De même que les *Trechinae* actuels sont considérés comme un groupe très ancien, de même l'architecture des organes visuels y est moins spécialisée que chez les autres Carabiques. L'espèce considérée montre une cornéule large et peu épaisse, convexe, un cône presque aussi large que haut (pl. IV, 6). Les cellules pigmentaires cornéennes (*nc*) sont bien visibles. La rétine a un aspect embryonnaire, inachevé : les cellules distales sont larges et courtes, la basale est très volumineuse, comme chez la nymphe du Dytique observée par GÜNTHER (1912). Seul le rhabdome est bien différencié.

Si nous comparons avec l'ommatidie typique d'un Carabique ordinaire (pl. IV, 2), celle-ci présente une cornéule épaisse, très peu convexe, un cône et une rétine allongés. Il n'y a trace, ni de cellules pigmentaires cornéennes, ni des noyaux des cellules cristalliniennes : ces dernières sont représentées, chez tous les Carabiques adultes que l'on connaît, par une simple gaine de cytoplasme homogène, qui entoure le cône et se rattache à la rétine par une ampoule proximale. La cellule basale est moins haute que le reste de la rétine.

Chez les formes à très gros yeux, telles que *Notiophilus rufipes* (pl. IV, 1), ou bien *Elaphrus cupreus* décrit par KIRCHHOFFER, l'ommatidie est haute, cylindrique, le cône petit, le rhabdome très étroit, la cellule basale réduite (*b*). Cette disposition typiquement diurne ressemble à celle des Libellules ou des Diptères, mais l'aspect de la gaine du cône et l'absence de noyaux cristalliniens caractérisent un Carabique. Pour une taille égale à celle du *Trechus* (4 mm.), *Notiophilus* possède 1.200 facettes, soit 12 fois plus.

Après cette révision des formes extrêmes d'ommatidies, il me reste à étudier un petit groupe riche en cavernicoles, celui des Sphodrides. Ce sont d'assez grands Coléoptères, de 15 à 18 millimètres de long. Ces animaux de couleur terne, nocturnes, généralement omnivores, fréquentent surtout les caves et les grottes.

J'ai capturé en grand nombre sous les falaises de Roscoff le *Læmostenus complanatus*, qui a de 2.800 à 3.000 facettes. Ses éléments visuels (pl. IV, 2) sont normalement conformés, à part la zone distale *z* de la rétine, peu colorable et pourvue de striations hélicoïdales. Le *L. oblongus*, de même taille que le précédent, a 2.400 facettes. C'est une espèce moins pigmentée, souvent rougeâtre, commune dans les grottes pyrénéennes sur le guano de chauves-souris, plus rare dans l'humus forestier ou les caves. Sur la pl. IV, 3, on notera la persistance des cellules cornéennes (*nc*), et surtout l'atrophie de la rétine. Les noyaux rétinien sont très petits par rapport à ceux de l'espèce précédente : sans doute y a-t-il eu insuffisance du matériel nucléaire initial, puis, malgré cela, un nombre à peu près normal de divisions cellulaires, si bien que la diminution de chromatine résultante a entraîné une diminution cytoplasmique. Quoiqu'il en soit, le cas de ce *Læmostenus*, à rétine réduite entre des cristallins et des ganglions optiques apparemment normaux, est très isolé parmi les yeux actuellement connus, et le seul, jusqu'ici, où une atrophie anatomique ne s'accompagne pas d'une baisse importante du nombre des cellules visuelles. La rétine montre de plus, suivant les races géographiques, une certaine variabilité de la forme du rhabdome en section transversale : les figures 3 *k*, *q*, *l*, de la planche IV se passent de description.

Chez les deux Sphodrides auxquels j'arrive maintenant, il y a baisse simultanée du nombre des facettes et du volume rétinien, tandis que les noyaux gardent leurs dimensions habituelles, ce qui aboutit à une augmentation du rapport nucléo-plasmatique dans les

cellules rétinienne. *Antisphodrus Boldorii*, cavernicole des Alpes italiennes, n'a que 440 facettes. C'est un Coléoptère à petits yeux noirs encore convexes, dont la chitine est rougeâtre, et ses appen-

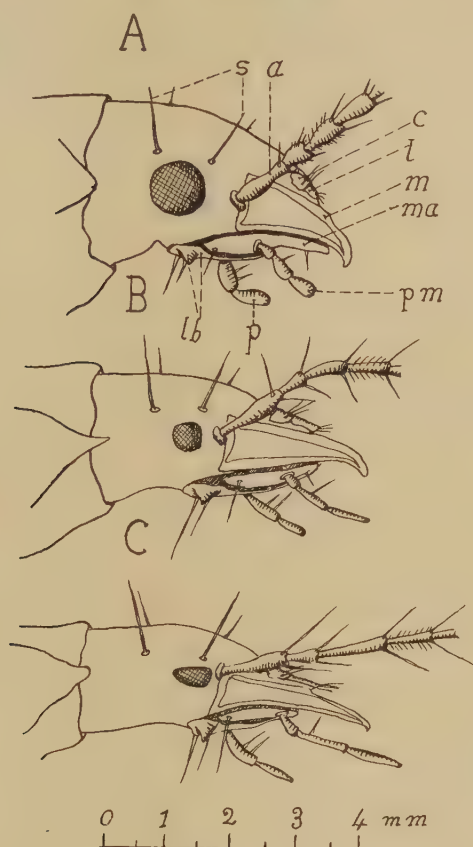


Fig. 14. — Têtes de Carabiques vues de profil ($\times 10$). — A, *Steropus madidus* (œil normal); B, *Antisphodrus Boldorii*; C, *Ceuthosphodrus navarricus* (d'après F. BERNARD, 1932).

a, premier article antennaire; *c*, clypéus; *l*, labre; *lb*, labium; *m*, mandibule; *ma*, maxille; *p*, palpe labial; *pm*, palpe maxillaire; *s*, soies sensorielles supraorbitales.

dices sensoriels sont plus allongés que chez les espèces précédentes (fig. 14, B). Le pigment oculaire est susceptible de migrations particulièrement rapides (voir F. BERNARD, 1932, p. 139). *Ceuthosphodrus navarricus*, cavernicole du pays basque, présente un œil

aplatis, triangulaire, rapproché de la base des mandibules (fig. 14, C). Le nombre moyen des facettes est 340, mais il y a une forte variabilité (de 300 à 400 pour une même taille des ♂). Le pigment, noir dans la rétine, rougeâtre dans les cellules périphériques, se montre incapable de déplacement et reste placé en position *diurne* (manchon serré autour du cône), quel que soit l'éclairement auquel l'animal est soumis.

Les parties réfringentes, encore intactes chez *Læmostenus*, éprouvent ici un début d'atrophie. *Antisphodrus* (fig. 4, pl. IV) montre un raccourcissement très net pour la cornéule, plus faible pour le cristallin. *Ceuthosphodrus* (fig. 5) est caractérisé par une légère dissociation des facettes. Le cône est inachevé, en ce sens que sa pointe (*c i*) est encore moins transparente et moins colorable que le reste. Il n'y a pas plus trace de noyaux cornéens et cristalliniens que chez le Sphodride normal *Læmostenus complanatus*. La rétine de *Antisphodrus*, relativement peu réduite, contient un large rhabdome. Celle de *Ceuthosphodrus*, plus petite, est *dépourvue de rhabdome* et possède deux cellules basales de faible taille. Par l'absence du rhabdome, ce cas est exceptionnel pour un œil encore assez différencié.

Les ganglions optiques internes (fig. 15) ne suivent que de loin les réductions constatées pour la rétine. Leur surface de section dépend surtout du nombre des facettes, mais diminue beaucoup moins vite que celui-ci. Chez *Læmostenus oblongus*, ils sont de taille normale, tout à fait comparables à ceux d'une Féronie (fig. 15, A). *Antisphodrus* possède des lobes optiques plus étroits. *Ceuthosphodrus* (C) est remarquable par la disparition du lobule ganglionnaire interne, sans doute fusionné avec les cérébroïdes (*b c*).

Carabiques aveugles : La plupart des cavernicoles de la tribu des *Trechinæ* (genres *Duvalius*, *Geotrechus*, *Aphænops*, etc.) sont entièrement dépourvus d'organes visuels externes. On pourrait s'attendre, par analogie avec divers cas signalés dans d'autres groupes, à trouver dans leur tête des restes de ganglions optiques. Il n'en est rien pour les deux espèces que j'ai coupées : *Aphanops Cerberus* et *Duvalius delphinensis* ne montrent même pas de proéminence des cérébroïdes à l'emplacement ordinaire du tractus visuel.

b) Ténébrionides.

L'ommatidie de ces Insectes paraît inconnue jusqu'à présent :

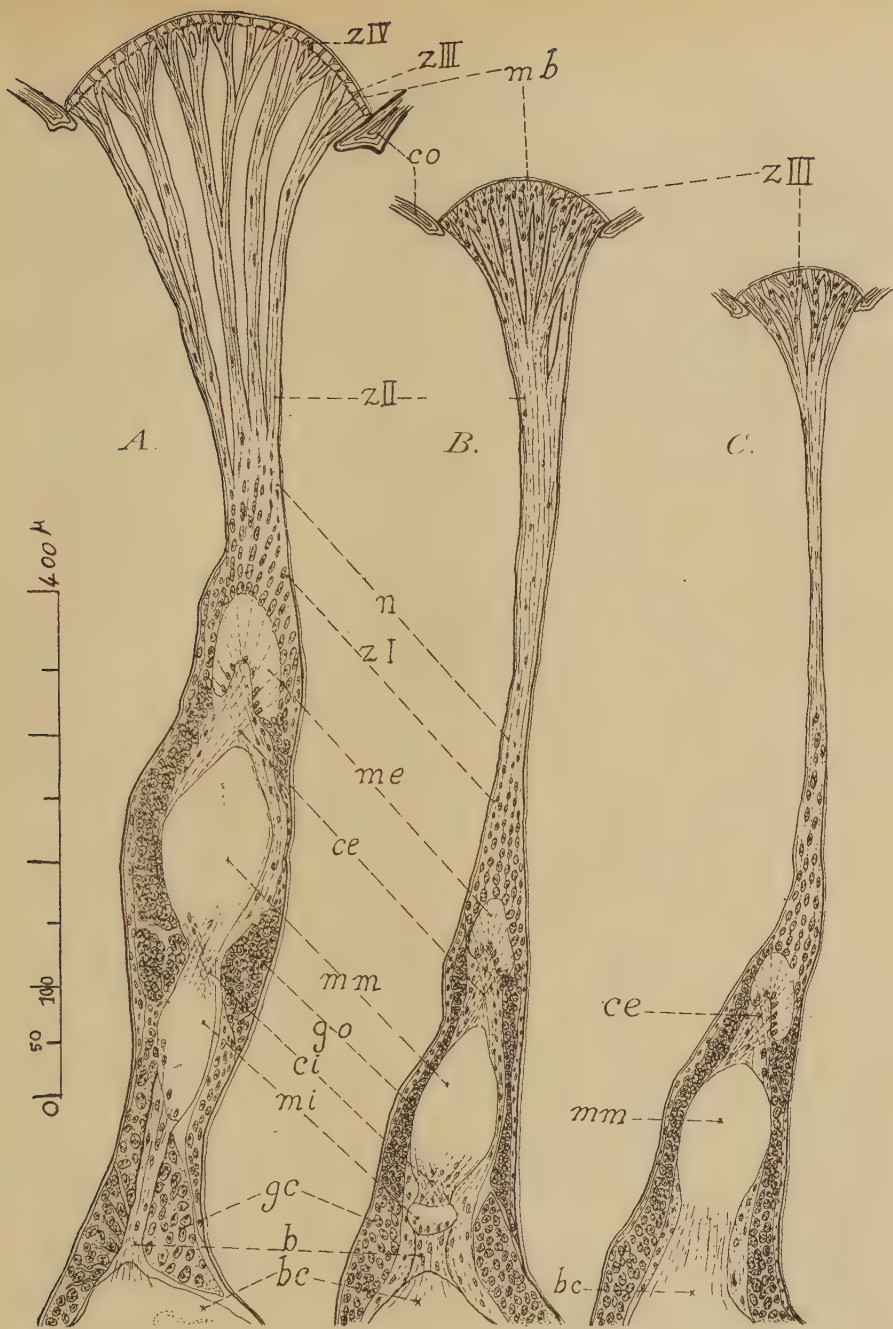


Fig. 15. — Système nerveux optique, en coupe longitudinale sagittale, chez *A*, *Steropus madidus*; *B*, *Antisphodrus Boldorii*; *C*, *Ceuthosphodrus navaricus* (d'après F. BERNARD, 1932). Les préparations, dépigmentées, sont $\times 166$ sur la figure. *b*, tractus optique interne arrivant au cérébroïde *bc*; *ci*, chiasma interne; *ce*, chiasma externe; *co*, capsule chitineuse périoculaire; *gc*, substance grise cérébroïde; *go*, noyaux des neurones visuels de troisième ordre; *mb*, membrane basale de l'œil; *mi*, masse plexiforme du lobule optique; *mm*, masse de la rétine profonde ou épipticum; *me*, masse de la rétine moyenne ou périopticum; *n*, fibres allant du périopticum à la rétine externe. *Z* I, zone granulaire externe du périopticum (neurones géants de second ordre); *Z* II, épanouissement des fibres réceptrices de premier ordre; *Z* III, zone des anastomoses; *Z* IV, fibres isolées provenant de la rétine externe (zone fenêtrée). La terminologie de ces zones est empruntée à RAMON Y CAJAL.

même chez le *Tenebrio molitor*, souvent élevé pour des recherches biologiques, je n'ai trouvé aucune référence sur l'anatomie oculaire. Pourtant, nous avons affaire à un groupe particulièrement propice à l'étude des yeux réduits : les Ténébrionides, animaux fouisseurs, comprennent bien des espèces à facettes rares ou déformées. Malheureusement, la chitine épaisse des adultes se coupe assez mal. Je n'ai pu obtenir de résultats que sur trois représentants de cette famille :

Tenebrio molitor, déjà suivi pour le développement des yeux

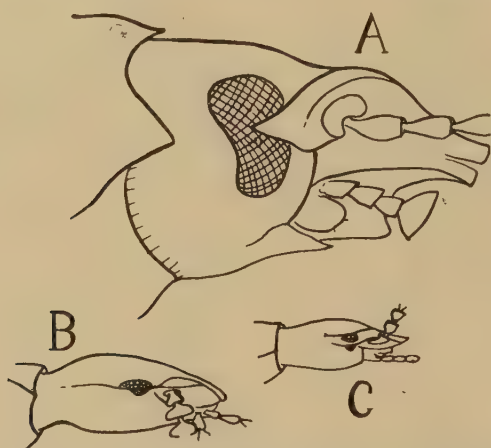


Fig. 16. — Têtes vues de profil chez trois Ténébrionides ($\times 5$).
A, *Tenebrio molitor* ; B, *Stenosia angustata* ; C, *Dichillus minuta*.

(pl. IV, fig. 4 à 9 et p. 30) présente divers indices d'atrophie des ommatidies :

L'œil, réniforme et peu convexe (fig. 16, A), est entamé en avant par l'arête céphalique latérale. Les 500 facettes, hexagones assez irréguliers, sont d'un diamètre exceptionnel, variant de 75 à 85 μ : aucun autre Insecte examiné ici n'a de facettes aussi larges. Cela, d'après les idées classiques sur la vision des yeux composés, est déjà une raison importante de déficience optique. Par ailleurs, la rétine, large et courte (fig. 9, pl. IV) semble dépourvue de zone claire autour du rhabome, d'où l'on peut déduire une différenciation incomplète des neurofibrilles terminales. Le système nerveux optique, bien développé, ne diffère pas apparemment de la normale, mais nous savons déjà qu'il régresse beaucoup moins vite

que l'œil externe. En somme, *Tenebrio* doit percevoir des images, mais celles-ci sont probablement très peu nettes. L'œil de *Pimelia sulcata*, dont je n'ai pu faire que des coupes transversales, semble du même type que le précédent.

Les deux autres espèces étudiées sont *Stenosis angustata* et *Dichillus minuta*, petits Ténébrionides méditerranéens très allongés, vivant dans le sable, le plus souvent dans les fourmilières où ils dévorent les détritux. Leur yeux (42 à 50 facettes chez le premier qui a 7 millimètres de long, 30 à 35 chez le second qui n'a que 4 millimètres) sont complètement traversés par la carène latérale de la tête, qui les divise en deux lobes, très écartés l'un de l'autre chez *Dichillus* (fig. 16, C) ⁽¹⁾.

Cette dernière espèce est la moins anormale des deux quant aux ommatidies. Les facettes sont hexagonales, de diamètre modéré (27 μ) et très légèrement disjointes (fig. 10, pl. IV). Les cellules de SEMPER (*ccr*), sont très transparentes. Le pigment périphérique est moins embryonnaire de position que chez *Tenebrio* : ses chromatophores sont étroits, non accolés à la rétinule et sans doute capables de migration. Le rhabdome est limité à la moitié distale de chaque rétinule, mais l'exemple des Notonectes nous prouve que ce dernier caractère n'implique pas d'insuffisance visuelle. Seule, l'absence de zone claire autour du rhabdome pourrait nous faire croire, comme chez *Tenebrio*, à l'inachèvement des terminaisons photoréceptrices.

Chez *Stenosis* (fig. 11, pl. IV) les facettes, plus larges, sont de forme irrégulière et séparées les unes des autres par de la chitine banale, colorée en noir (*ch*). Les cellules de Semper ont le même contour que celles de *Tenebrio*, mais leur contenu cytoplasmique, même dans l'œil vivant à peine disséqué, n'est pas entièrement homogène : il y a des granulations et des bandes un peu plus opaques qui rappellent le stade de *Tenebrio* dessiné sur la figure 6. Le rhabdome se divise en deux étages de 6 ou 7 rhabdomères, séparés par une zone rétinienne nucléée : les rhabdomères de l'étage basal sont beaucoup plus éosinophiles que les autres (*rh* 2). Parmi les diverses anomalies du rhabdome signalées dans les yeux réduits, celle-ci est tout à fait inédite.

⁽¹⁾ Chez *Stenosis angusta*, dont j'ai examiné une cinquantaine d'individus, j'ai pu constater que le lobe ventral de l'œil comprend toujours 7 ou 9 facettes, le lobe dorsal variant de 35 à 41).

Fourmis.

a) Yeux normaux.

Pendant de longues années, l'œil des ouvrières de Fourmis a passé pour atrophié en structure. Cette opinion, basée sur le nombre généralement faible des facettes, doit être abandonnée depuis les études histologiques récentes :

Si la figure de GEYER (1912) sur *Formica rufa* est un peu trop simplifiée, on y reconnaît néanmoins les proportions normales

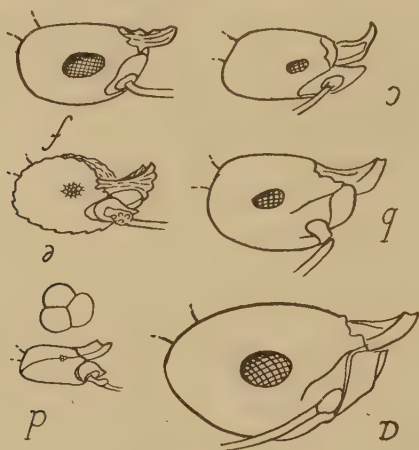


Fig. 17. — Têtes vues de profil chez les ouvrières moyennes des Fourmis étudiées ($\times 9$) : a, *Dendrolasius fuliginosus* ; b, *Formicina flava* ; c, *Bothriomyrmex meridionalis* ; d, *Solenopsis fugax* (en dessous les trois facettes très grossies) ; e, *Myrmecina graminicola* ; f, *Cremastogaster Auberti*.

d'une ommatidie de Guêpe. En 1923, SANTSCHI publie un intéressant travail sur l'orientation chez quelques Fourmis tunisiennes, qui repèrent leur chemin d'après la direction du soleil ou même de la lune. En complément, il figure l'œil du *Cataglyphis bicolor*, grande espèce subdésertique : l'ommatidie rappelle beaucoup celle d'une Abeille ou d'une Guêpe, et les déplacements pigmentaires y sont très accentués. WERRINGLOER (1932), à propos de *Formica rufa*, déclare que l'œil est sans aucune migration pigmentaire, mais les éléments visuels sont très analogues à ceux du *Cataglyphis*, c'est-à-dire du type normal diurne par apposition.

Parmi les espèces du midi de la France examinées ci-dessous (fig. 17), deux seulement témoignent d'une notable réduction ocu-

laire. Etant donné le petit nombre de descriptions d'yeux de Fourmis, je crois utile de préciser d'abord les différences spécifiques des organes normaux :

Dans la sous-famille des *Formicinae*, j'ai récolté en premier lieu *Dendrolasius fuliginosus*, espèce noire diurne et arboricole dont l'ouvrière possède 360 facettes. L'ommatidie (pl. II, 6), de même hauteur que celle de *Cataglyphis bicolor*, est de structure très semblable.

Le *Formicina* (= *Lasius*) *flava*, Insecte jaune à yeux noirs, vit dans le sous-sol des prairies. Malgré l'écart entre les ♀ ailées (longueur : 8 mm., 380 facettes), et les ouvrières moyennes (3 mm., 95 facettes), les ommatidies ne sont pas très différentes de hauteur chez ces deux formes : celle de l'ouvrière est simplement un peu plus courte (pl. II, 8). A propos du développement, j'ai déjà signalé l'analogie de ces deux castes (p. 27).

Deux membres de la sous-famille des *Dolichoderinae* sont étudiés ici : le *Tapinoma nigerrimum*, espèce diurne entièrement noire, possède 180 facettes chez les grandes ouvrières : leur structure (fig. 18) est très voisine de celles du *Cremastogaster* décrit plus loin. *Bothriomyrmex meridionalis* est une petite Fourmi brune souterraine, assez rare, dont les congénères méditerranéens sont des espèces parasites temporaires d'autres Formicides (voir SANTSCHI 1920). Elle ne montre aucune trace d'atrophie des yeux : la petite taille de leurs ommatidies (9, pl. IV) est en rapport avec la faible longueur des ouvrières (2 mm. 3) et leur nombre de facettes peu élevé (28 à 30, c, fig. 17).

Parmi les *Myrmicinae* d'Europe, presque toutes les espèces diurnes doivent avoir des yeux normaux ; j'ai pris comme exemple *Cremastogaster Auberti* (fig. 17, f et fig. 2, a et b, p. 16).

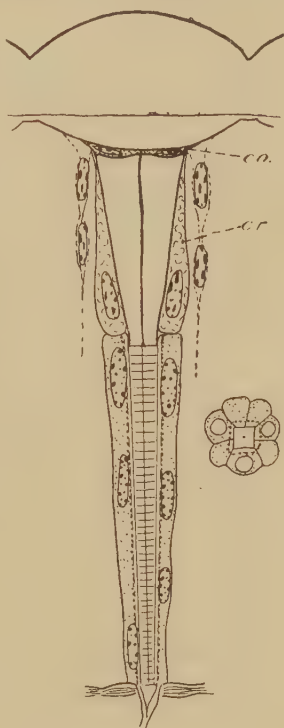


Fig. 18. — Ommatidie moyenne dépigmentée de la Fourmi *Tapinoma nigerrimum* (ouvrière), $\times 1.500$. Pour les noms des parties, voir Fig. 2, p. 16.

Les ouvrières ont sensiblement la même taille que les ♂ (3 mm. 5-3 mm. 8) et bien que ceux-ci aient cinq fois plus d'ommatidies qu'elles (760 au lieu de 145) la hauteur et l'aspect de ces éléments est très homogène dans les deux formes (fig. 2) : les facettes du ♂ sont simplement plus étroites, et les deux couches de la cornéule disposées de façon un peu spéciale.

b) Yeux atrophiés de *Myrmecina* et *Solenopsis*.

Chez *Myrmecina graminicola*, petite Fourmi noire à surface fortement guillochée (fig. 17, e), les ouvrières forment des nids souterrains très enfoncés. Leurs 25 à 30 facettes, difficiles à voir au milieu des rugosités de la surface céphalique, sont de contour irrégulier. *Solenopsis fugax*, minuscule espèce jaune à fourmilières peu profondes, n'a plus que 2 à 9 facettes suivant la taille des ouvrières : les individus les plus fréquents possèdent 3 de ces lentilles. On remarquera, chez ces deux Insectes, la position de l'œil près de la base des mandibules (17, d, e). C'est, comme pour les Carabiques, une position primitive, rappelant la place de l'ébauche initiale de l'œil chez la nymphe.

Dans l'ommatidie de *Myrmecina* ouvrière (5, pl. II), il faut noter la grande épaisseur cornéenne et l'aspect embryonnaire des cellules cornéennes, cristalliniennes, et pigmentaires périphériques. Le cône est de faible volume. La rétine, qui semble normale en structure, n'atteint pas sa hauteur habituelle.

En somme, il y a arrêt de développement, les cellules peuvent être mises en parallèle avec les stades terminaux de la nymphe de *Formicina* (pl. I).

Le ♂ de *Myrmecina*, très riche en facettes (plus de 1.100 pour une taille à peine supérieure à celle de l'ouvrière) a de grosses ommatidies, où les cellules cornéennes et cristalliniennes sont encore bien représentées (3, pl. II).

Quant à l'œil minime de *Solenopsis*, une coupe (I, pl. II) à travers deux des trois facettes révèle une atrophie plus avancée que la précédente :

L'ommatidie est aussi large que haute (28 μ environ). Les cellules cornéennes ont un aspect très primitif : elles sont identiques aux éléments hypodermiques banaux (h), ce qui appuie la remarque faite en note p. 29). Le cristallin, piriforme, est entouré de volumineuses cellules sécrétrices. La lignée rétinienne a conservé de très gros noyaux, tels qu'on en observe aux premiers stades du

développement. Le rhabdome, large et court, est pourtant très différencié, ainsi que le pigment noir de la lignée rétinienne. Donc, cet état de choses est embryonnaire, mais non superposable à un stade précis de *Formicina*, ce qui montre une fois de plus que le rhabdome et le pigment ne suivent pas toujours le sort des autres parties. L'état des coupes m'empêche de parler ici des ganglions optiques.

c) Résumé du cas des *Dorylines* (d'après A. WERRINGLÖER, 1932).

La sous-famille des *Dorylinae* se compose de Fourmis nomades, chasseresses. Les *Anomma* africains, noirs et diurnes, sont complètement aveugles extérieurement chez les femelles et les ouvrières : la tête de celles-ci contient de chaque côté un court lobule optique.

Le genre sud américain *Eciton*, plus varié quant aux organes visuels, a fait l'objet d'un très bon travail de WERRINGLÖER. Beaucoup d'ouvrières ont sur chaque côté de la tête une lentille, que les spécialistes considèrent généralement comme un ocelle. Dans le traité de KÜKENTHAL (1927, p. 467), HANDLIRSCH voit dans ces prétendus ocelles le reste des yeux à facettes, dont ils ont l'emplacement. WERRINGLÖER montre, par l'étude d'un stade nymphal d'*E. quadriglume*, que cette dernière opinion est exacte. L'œil se développe comme celui de *Formica*, sauf pour les cellules de SEMPER, qui restent petites et ne sécrètent pas de cônes : le rôle des cristallins est rempli par une volumineuse lentille cornéenne, sécrétée par l'ensemble des cellules superficielles de l'ébauche oculaire.

Plusieurs stades se rencontrent suivant les espèces d'*Eciton* :

1° Sous-genre *Eciton* (*s. s.*), diurne. Lentilles très convexes. Environ 150 ommatidies par œil (nombre évalué d'après les coupes figurées par W.). Pigment oculaire présent, parfois très foncé. Le système nerveux optique comprend une lame externe (périopticum) où viennent aboutir séparément les fibres sensorielles issues des rétinules.

2° Sous-genres souterrains *Acamatus* et *Labidus* : espèces *pseudops*, *legionis* et *prædator*. Lentilles à peine plus convexes et plus épaisses que la chitine banale. Environ 25 ommatidies. Pas de pigment. Fibres réceptrices fusionnées dès la sortie de l'œil en un seul nerf optique.

Les rétinules sont d'aspect très uniforme dans ces deux pre-

mières séries : hautes de 7 à 10 μ , étroites, à très petits noyaux. Le rhabdome, toujours présent, n'occupe que le tiers ou le quart de leur hauteur. Les trois ganglions optiques existent, d'autant plus exigus que l'œil est plus petit. Le lobule interne a tendance à se fusionner avec les cérébroïdes, ce qui rappelle le cas du *Ceuthosphodrus*.

3° *Eciton* (*Labidus*) *cæcum*. Cornée moins épaisse que la chitine banale. Moins de 10 ommatidies, réduites à des files de noyaux sans cloisons cellulaires.

4° *E.* (*Labidus*) *mars*. Pas d'œil. Chez la nymphe, les trois ganglions optiques existent, puis se fusionnent en un seul.

De tous les groupes naturels jusqu'ici étudiés, celui des Dorylines a certainement fourni le plus de cas de transition instructifs.

Conclusion sur les yeux réduits d'Insectes.

Dans son étude sur le mâle de *Melittobia acasta*, F. PICARD (1923) indique deux règles assez générales dans la régression des yeux d'Insectes : dissociation et réduction en nombre des ommatidies, altération des parties réfringentes externes par rapport aux éléments profonds. De plus, il y a presque toujours parallélisme entre l'état des ailes, des yeux et du pigment du corps : les influences qui provoquent l'atrophie des organes visuels arrêtent aussi le développement des ailes et du pigment banal. Ce dernier fait semble le plus général parmi ceux énumérés par F. PICARD (1). Quant aux autres, nous allons vérifier plus loin leur grande fréquence, à l'exception de l'espacement des facettes qui paraît un phénomène localisé dans quelques groupes.

1° *Nombre des ommatidies.*

La diminution du nombre des facettes est très générale : la seule exception jusqu'ici établie se trouve chez *Læmostenus oblongus*,

(1) Il y a toujours des ailes réduites ou nulles chez les Insectes microphalmes. Leur pigment est parfois normal, comme chez les Fourmis diurnes, aveugles et noires du genre *Anomma*. Inversement, des Insectes décolorés peuvent avoir de gros yeux noirs. Les Gryllides arboricoles méditerranéens *Oecanthus pellucens* et *Arachnocephalus Yersini*, l'un bien ailé et l'autre complètement aptère, ont des ommatidies presque identiques et des nombres de facettes très voisins.

dont les rétinules sont réduites sans que leur nombre soit notablement inférieur à celui des espèces normales de même taille.

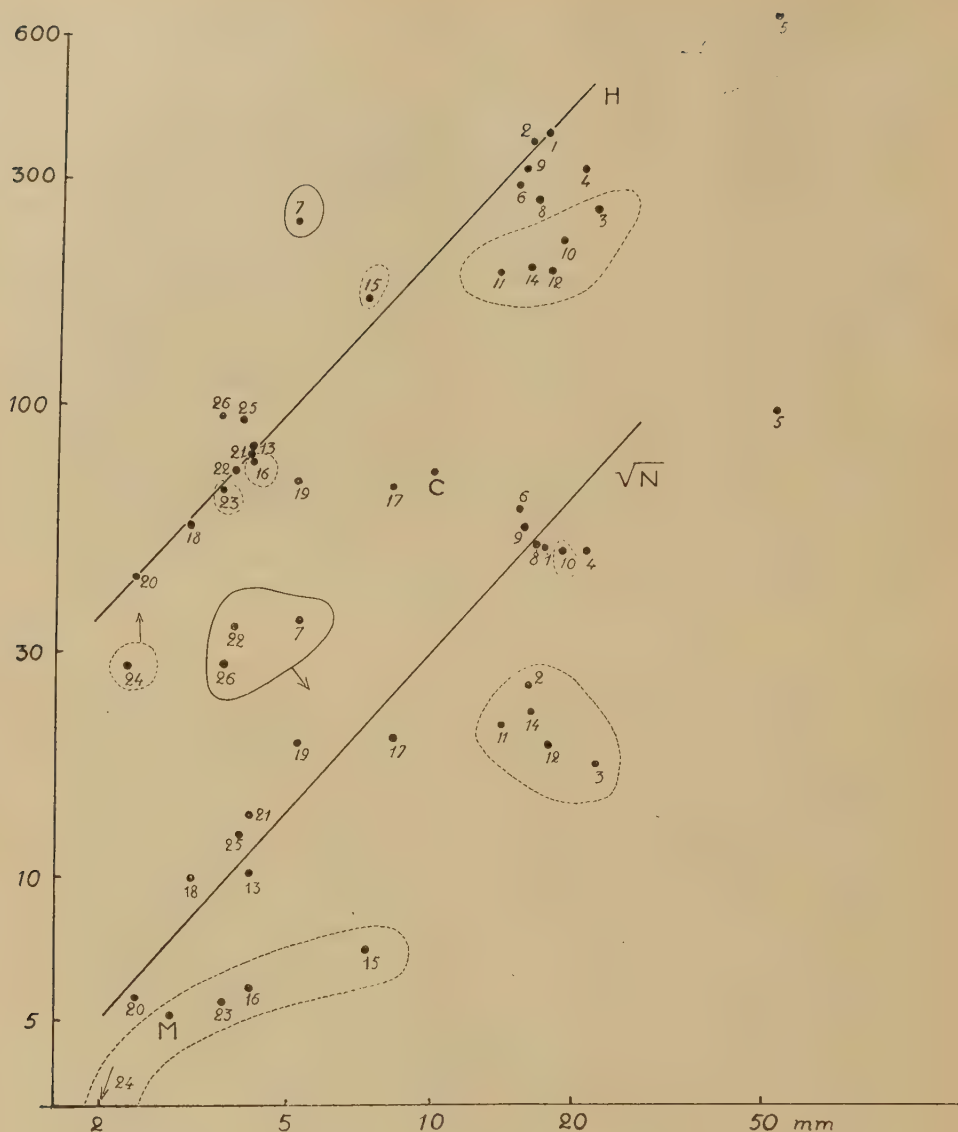
A titre d'indication, j'ai reporté en coordonnées logarithmiques sur le même diagramme (graphique 20, $\sqrt{V}$) les longueurs du corps et les racines des nombres de facettes des 27 Insectes étudiées. Les points représentatifs des espèces normalement oculées se placent tous non loin d'une droite de pente 1,1 : l'accord est d'autant plus frappant qu'il s'agit d'ordres différents. Seul *Laemostenus oblongus* (10), dont je viens de rappeler l'anomalie, se place aussi dans ces groupes : les autres formes à yeux atrophiés s'en écartent notablement et restent bien en-dessous de la droite théorique moyenne. Enfin, les Insectes à très gros yeux (*Notiophilus*, mâles de Fourmis) correspondent à des points très au-dessus de cette droite. L'œil à 9.400 facettes du Criquet pèlerin (5) reste au-dessous : il se peut que, pour les très grands nombres d'éléments, ces nombres n'augmentent plus comme le carré de la taille du corps.

2° *Forme des facettes.*

Toujours hexagonales dans les yeux normaux, les facettes peuvent devenir plus ou moins irrégulières dans les yeux réduits : chez les Ténébrionides, par exemple, la forme est arrondie et varie d'un élément à l'autre. La *dissociation* est assez rare : on la connaît chez divers Coléoptères et Orthoptères, et sur quelques mutants de *Drosophila*. D'autres groupes, tels que les Fourmis, ne la présentent presque jamais. Pour qu'il y ait séparation entre les facettes, il faut que de la cornée plate ou de la chitine banale puisse s'introduire entre elles, et, d'autre part, que les compressions de l'œil au cours de son développement ne soient pas trop fortes ; ces deux conditions ne semblent pas très souvent réunies. Quant à l'épaisseur de la cornéule, elle dépend de celle de la chitine de la tête, et constitue plutôt un caractère général de tribu systématique qu'un signe de modification oculaire. Nous concluons de ces faits que l'apparence externe d'un œil ne permet guère de prévoir son état interne.

3° *Hauteur de l'ommatidie.*

La hauteur rétinienne et celle du cône ne sont pas reliées de façon simple à la taille des Insectes, mais pour la hauteur totale de l'ommatidie, il y a une certaine compensation entre les parties élémentaires : chez les 26 Insectes mesurés par moi, 12 se placent, sur le



Graphique 20. — Corrélations entre la taille du corps et les dimensions de l'œil chez les Insectes mesurés pour le présent travail. Coordonnées logarithmiques. En abscisse : taille du corps de l'adulte. En ordonnée : les chiffres correspondent à la racine carrée du nombre des facettes (diagramme $\sqrt{N}$) ou à la hauteur totale de l'ommatidie en microns (diagramme H). Les droites schématisent l'équilibre moyen entre l'œil normal et le corps. Les traits pleins encadrent les espèces à yeux très volumineux, et les traits interrompus encadrent les groupes d'espèces à yeux atrophiés. Pour les noms des Insectes correspondant aux divers chiffres, voir tableau XII, p. 154. *M* désigne *Myrmecophila acervorum* (données de SCHIMMER), et *C* indique *Cataglyphis bicolor* (d'après SANTSCHI).

graphique 20, *H*, de telle façon qu'il y a pratiquement proportionnalité entre les hauteurs ommatidiennes et les tailles respectives. Ici, un seul œil volumineux (*Notiophilus*) (7) correspond à un point très éloigné de la droite moyenne. Tous les yeux réduits, sauf un, ont une ommatidie relativement courte, c'est-à-dire qu'ils se placent dans la zone inférieure du graphique. On notera chez les Fourmis deux cas particuliers : celui de l'ouvrière de *Myrmecina* (23), qui, malgré ses yeux atrophiés, a une hauteur d'ommatidie normale à cause de sa très épaisse cornée, celui de l'ouvrière de *Cataglyphis bicolor* (*C*) et de la femelle de *Lasius flavus* (17), qui, malgré leurs yeux normaux, se placent avec la série réduite. En somme, la hauteur des ommatidies normales varie comme la taille du corps sauf dans ce groupe.

Ces premières indications permettent de résumer les *rapports quantitatifs entre l'œil et le corps* ainsi qu'il suit : inutile de dire qu'il s'agit de règles pratiques comportant des exceptions et applicables aux yeux de moins de 4.000 facettes.

	Yeux hypertrophiés	Yeux normaux	Yeux atrophiés
Rapport de la racine carrée du nombre des facettes à la taille du corps en millimètres.	supérieur à 5	compris entre 2 et 4	inférieur à 1,5
Rapport de la hauteur en millimètres de l'ommatidie à la taille du corps en millimètres.	supérieur à 0,03	compris entre 0,015 et 0,03	inférieur à 0,015

4° Cônes réfringents.

Les cônes sont souvent petits ou altérés au-dessus d'une rétine encore normale : cela n'est pas surprenant, vu le développement tardif des parties cristalliniennes chez les Insectes. Ce contraste existe par exemple chez les ailés de Termites, et dans le cas de quelques Fourmis souterraines. A un stade plus avancé, la rétine est plus ou moins atrophiée et les cônes manquent (Dorylines, probablement *Myrmecophila*, mutation *wax* de *Drosophila virilis*). D'autres fois, les cristallins et la rétine sont au même état de réduction, comme chez la Fourmi *Solenopsis fugax* et le Termite

ouvrier *Hodotermes vagans*. Ces cas font le passage à l'ordre contraire, dans lequel les cônes sont de taille normale au-dessus d'une rétine raccourcie (cavernicoles *Dolichopoda* et *Læmostenus oblongus*).

5° Rétinules.

Ces éléments offrent les aspects de réduction les plus variés. Parfois, ils sont simplement raccourcis (yeux impairs des *Drosophiles eyeless*, *Tenebrio*). Le rapport nucléo-plasmatique est anormal : dans la plupart des cas, il se montre au-dessus de la moyenne, ce qui rappelle les gros noyaux des cellules embryonnaires. *Læmostenus oblongus* présente au contraire des noyaux très petits : comme c'est la seule espèce à rétine réduite dont le nombre de facettes soit normal, j'ai interprété ces petits noyaux comme le résultat d'un manque initial de chromatine, n'ayant pas empêché la suite habituelle des divisions cellulaires.

Les *rhabdomes*, très précoces au cours du développement, subsistent en général, même chez les Fourmis presque aveugles comme *Solenopsis* et *Eciton*. Seul *Ceuthosphodrus navarricus*, étudié ici, en est complètement dépourvu. L'absence de rhabdomes, signalée par O. A. JOHANSEN dans les yeux *wax* de *Drosophila virilis* et les yeux *spineless glass* de *D. melanogaster*, mérite une vérification.

Presque toujours, les rhabdomes de rétines réduites sont hypertrophiés, larges, de colorabilité anormale, parfois limités à une zone de la réticule ou divisés en étages successifs. Leur forme est variable suivant les ommatidies d'un même œil, ou suivant les races géographiques (voir pl. IV, fig. 3, *k*, *q*, *l*).

6° Ganglions optiques.

Les plexus nerveux profonds régressent beaucoup moins souvent que l'œil proprement dit : cela tient à leur apparition avant ce dernier au cours du développement céphalique. Seul le *périorpticum* ou lame ganglionnaire externe (appelé *rétine intermédiaire* par CAJAL) suit étroitement les vicissitudes de la rétine externe, dont il reçoit d'ailleurs les fibres sensorielles, et disparaît en même temps qu'elle. Chez *Melittobia acasta* ♂, dont l'œil est réduit à un coussinet nucléé, F. PICARD figure deux masses optiques internes aussi développées que celles des yeux normaux de la nymphe ♀, et une lame

externe indifférenciée, marquée par quelques neurones. Les *Drosophila melanogaster* « *eyeless* » peuvent avoir un côté oculé presque normalement et un côté aveugle : intérieurement, les deux masses internes (*épiophticum* et lobule) sont aussi grosses du côté aveugle que de l'autre, mais il n'y a pas de lame externe, d'après RICHARD et FURROW.

Plus généralement, les yeux nuls ou limités à une plaque hypodermique (*Eciton* *cavum*, ouvriers de Termites) correspondent au plus à une masse ganglionnaire : d'après WERRINGLOER, la masse unique des *Eciton* provient de trois ébauches initiales fusionnées. Le Dermaptère parasite *Hemimerus talpoides*, complètement aveugle extérieurement, possède encore de chaque côté du cerveau une masse de ce genre. Enfin, les groupes où la cécité est probablement très ancienne (Coléoptères *Trechinæ* cavernicoles) sont dépourvus de tout reste d'appareil visuel.

Résumé général.

Par ordre de réduction de moins en moins fréquente, on peut citer : les cônes réfringents, les cellules rétinienues et la lame ganglionnaire externe, le pigment noir inter-ommatidien, les rhabdomes, la cornée, les deux masses ganglionnaires internes. Presque toujours, les structures constatées rappellent beaucoup un état embryonnaire normal, sauf dans le cas du rhabdome. Cette partie cuticulaire est généralement atteinte d'une singulière hypertrophie. A part ce fait, qui révèle un état sécrétoire anormal des cellules rétinienues, les yeux réduits d'Insectes apparaissent comme des arrêts de développement.

B. Crustacés.

1° Historique.

PACKARD (1889) représente, de façon généralement peu précise, des coupes de têtes d'Arthropodes cavernicoles. Par exemple, les dessins relatifs à l'Isopode *Carcidotea stygia* et aux Ecrevisses du genre *Cambarus* permettent seulement de constater la grande réduction de l'appareil optique. Beaucoup plus utilisable est l'étude

de G. H. PARKER (1891 *b*) sur ces Ecrevisses à peu près aveugles. En 1896, CHUN décrit un certain nombre de Schizopodes bathypélagiques, presque tous pourvus d'yeux énormes accompagnés d'organes lumineux. Les Macroures du genre *Sergestes*, étudiés accessoirement à la fin du même travail, possèdent de gros yeux dépigmentés, dans lesquels un grand allongement des cônes et une réduction des noyaux rétinien sont les faits les plus notables.

Depuis ces recherches initiales sur les yeux des Crustacés obscurocoles, une douzaine d'autres monographies ont paru. Leur précision anatomique est très inégale suivant les cas. Il convient de placer tout à fait en tête l'important mémoire de DOFLEIN (1904) sur les Brachyours récoltés par l'expédition de la *Valdivia*. Sur dix-sept espèces, soigneusement décrites et mesurées, six ont des yeux réellement atrophiés ou dégénérés.

Les autres auteurs publient des figures moins utilisables, et surtout ils négligent d'indiquer les dimensions des animaux et de leurs cellules oculaires, ce qui empêche toute comparaison quantitative. Les Galathéides de la *Valdivia* font l'objet du travail de DOBKIEWICZ (1912). Parmi les Anomoures, citons encore la note de HARMS (1921) sur *Munidopsis polymorpha*, et l'étude de SCHEURING (1923) sur les Thalassinides (Gébie et Callianasses). Plusieurs de ces derniers Crustacés seront réexaminés ici.

Les yeux des Macroures de grande profondeur restent mal connus. En plus des figures de CHUN déjà indiquées, relatives au genre *Sergestes*, nous disposons d'une courte thèse de R. DOHRN (1908), à peu près dépourvue d'illustration. Au point de vue des fonctions probables des ganglions nerveux du pédoncule oculaire, HANSTRÖM (1927 et 1932) examine brièvement un certain nombre de Crustacés bathypélagiques, Macroures et Schizopodes, et en tire d'intéressantes hypothèses physiologiques, résumées ici en note p. 21, sur la distribution et le rôle des fibres visuelles. Tout récemment, WELSH et CHACE (1937), dans une note préliminaire utilisable pour l'étude de la croissance (voir ici p. 91) fournissent une description d'ensemble des yeux de quatre Acanthéphyrides.

Parmi la faune cavernicole, BABIĆ (1922) donne quelques indications sur l'œil d'une Crevette du genre *Troglocaris*. Chez les Schizopodes, une espèce souterraine, *Troglomysis vjetrenicensis* est décrite tout aussi sommairement par STAMMER (1936).

Enfin, il y a lieu de mentionner les yeux réduits des Amphipo-

des, bien qu'ils ne soient pas à facettes et que leur régression se montre beaucoup plus simple et plus facile que chez les Décapodes. Dans le mémoire de STRAUSS (1909) on trouvera diverses espèces capturées par la *Valdivia*, et en plus un *Niphargus* d'eau douce. Plus récemment, WOLSKY et HUXLEY (1934), publient une étude très claire sur les mutations de *Gammarus Chevreuxi*.

Chez les Isopodes parasites, la réduction de l'œil s'effectue par phagocytose, si l'on en juge par la note d'EGGERT (1927) : l'œil des *Cymothoa* présente à la suite de ce processus l'aspect d'une masse granuleuse très pigmentée, où toutes les parties se trouvent fusionnées.

2° Etude de quelques groupes.

Galathéides.

Entre les *Munida*, possesseurs d'yeux énormes dépassant souvent 20.000 facettes, et les *Munidopsis* aveugles ou microphthalmes, on trouve une série de Galathéides normalement ou médiocrement oculés, si bien que cette famille est une des plus intéressantes au point de vue de l'appareil visuel.

Malheureusement, très peu de formes sont suffisamment connues à cet égard. G. H. PARKER (1891 a) figure l'ommatidie chez *Galathea*. J'ai de nouveau étudié cet élément chez *G. squamifera* (pl. IV, 11), où il peut être pris pour type d'ommatidie moyenne de Galathéide. DOBCKIEWICZ (1912) examine les espèces récoltées par la *Valdivia*, dix ans après la croisière de ce navire : le mauvais état des pièces, conservées en alcool, est cause de l'imprécision de la plupart des figures publiées.

Parmi les très gros yeux, je prendrai pour type celui de *Munida bamffica*, espèce du plateau continental, dont l'optimum de profondeur se situe entre 100 et 300 mètres. L'œil a un grand diamètre de 7 mm. 5 chez le ♂ adulte de longueur céphalothoracique 29 millimètres que j'ai mesuré. D'après le diamètre moyen des facettes (80 μ) et celui de l'œil, on peut évaluer à plus de 26.000 leur nombre total. L'ommatidie (pl. IV, fig. 10 et 10 a) est remarquable par le grand allongement de l'axe cristallinien intermédiaire (*a c r*) : c'est un cas typique d'adaptation à la vision par superposi-

tion. Sa hauteur totale (1 mm. 12) est de loin la plus forte rencontrée chez les Arthropodes du présent mémoire.

DOBCKIEWICZ figure les yeux de trois autres formes, vivant par 200 à 700 mètres dans l'Océan Indien : *Munida squamosa*, *M. andamanica* et *Ptychogaster Valdiviae* paraissent très voisins de *M. bamffica* comme taille et structure de l'œil ; le pigment, seul, est plus ou moins développé : noir chez la première espèce, brun et rare chez la seconde, absent chez *Ptychogaster*. La présence du pigment est d'ailleurs indépendante de l'état anatomique de l'œil et se trouve reliée sans doute à l'existence d'oxydases dans les tissus.

Munida microphthalma, pris au voisinage du Cap Vert par 1.700 mètres, semble avoir environ six fois moins de facettes que les formes ci-dessus. Les axes cristalliniens sont beaucoup plus courts, le pigment est normal. Un stade de réduction optique plus avancé se rencontre chez *Galathodes tridentata*, pêché par 600 mètres. Les cristallins et les réticules sont courts, l'axe intermédiaire a disparu. Dans le ganglion, la lame externe est très diffuse, presque absente, les deux masses moyennes sont réduites, et la masse interne conserve son diamètre habituel. *Munidopsis subsquamosa* (2.960 mètres) est dépourvu de facettes. Les ommatidies, raccourcies, sont encore nombreuses, mais le rhabdome paraît absent et il y a une seule masse ganglionnaire. Chez *M. subchelata* l'œil est réduit à une calotte hypodermique épaissie, les ganglions à une petite masse de cellules autour d'un nerf optique dégénéré. Enfin, *M. hirsutissima*, pourvue de longues soies plumeuses sur le pédoncule oculaire, montre encore une petite cornée sans facettes, et les organes internes paraissent en complète dégénérescence graisseuse. Toutes ces espèces seraient à reprendre au point de vue histologique.

J'étudierai ici *Munidopsis polymorpha*, forme tout à fait isolée par son habitat, les autres représentants du genre étant abyssaux et celui-ci localisé dans la grotte sous-marine *Jameo de agua* de l'île Lanzarote, dans l'archipel des Canaries. Pour la description de cette grotte, je renvoie au travail de FAGE et MONOD (1936) : retenons ici qu'elle est faiblement éclairée par la lumière du jour et que la salinité de ses eaux, abaissée par les apports de ruissellement, rappelle les grandes profondeurs où vivent les autres *Munidopsis*.

Ce petit Crustacé (longueur du céphalothorax : 4,5 à 7 millimètres

chez la ♀ adulte) possède des yeux (fig. 19) incolores, dépourvus de facettes, avec des ommatidies encore assez nombreuses (environ 430 chez une femelle à céphalothorax de 5 mm. 2 communiquée par M. CH. PÉREZ). Le pédoncule, large, forme une bosse pilière au-dessous de l'œil (fig. 7 a, pl. IV).

HARMS (1921) a publié une description de cet œil, sans pouvoir homologuer avec certitude les parties observées. Cela n'a rien de surprenant, étant donné la structure tout à fait insolite de quelques régions. Pour ma part, si je n'avais examiné, comme HARMS, que des coupes colorées à l'hématoxyline, je n'aurais pu préciser mieux que lui la nature des éléments. Par contre, en prélevant l'œil

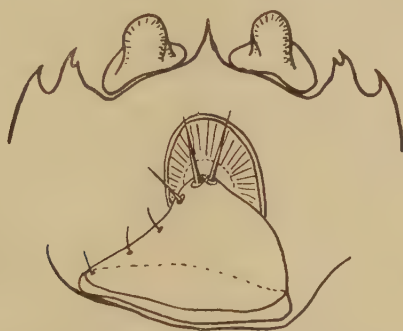


Fig. 19. — Forme des yeux chez *Munidopsis polymorpha*. En haut, partie antérieure du céphalothorax, avec vue dorsale des yeux ($\times 20$). En bas, œil gauche vu ventralement ($\times 50$).

(conservé au Bouin, puis à l'alcool par M. CH. PÉREZ) et en le disséquant sous le binoculaire j'ai pu me rendre compte des proportions réelles des parties (pl. IV, fig. 7 c) :

L'ommatidie (fig. 7 b) est deux fois plus courte que celle d'une *Galathea squamifera* de même longueur céphalothoracique. En la dilacérant sur pièce fixée, on constate la rigidité particulièrement grande des éléments cristalliniens : le petit cône (*c r*) et surtout la volumineuse masse cylindrique qui le prolonge et correspond à l'axe intermédiaire (*a c r*). Dans les yeux coupés au rasoir, ces parties très dures se détachent et se dispersent en tous sens, déchirant les cellules environnantes. Si, de plus, on note que ces fragments cristalliniens sont très fortement colorables par l'hématoxyline, on concevra l'aspect chaotique des préparations. HARMS indique que les ommatidies sont variables suivant les zones de

l'œil, certaines étant plus dégénérées que les autres. En fait : 1° il a dû observer la zone de croissance, où les jeunes éléments sont plus simples ; 2° la position des parties cristalliniennes varie beaucoup à cause de l'état des coupes. Sur les deux yeux examinés par moi, j'ai trouvé au contraire des éléments très réguliers.

L'axe cristallin hypertrophié est entouré de quatre cellules sécrétrices, dont les noyaux seuls (*ncr*) sont aisément décelables. Autour de l'axe durci, ces cellules contiennent une curieuse pièce périphérique en forme de parapluie fermé, moins résistante et beaucoup moins colorable que la masse axiale. Cet ensemble singulier se termine vers la rétine par un bouton à quatre lobes (*d*).

Les autres cellules de l'ommatidie sont moins anormales que la partie cristallinienne. Il faut noter l'absence de tout pigment. Les cellules distales ou iriennes ont de très petits noyaux (*np i*), la rétine et les cellules pigmentaires périphériques en possèdent au contraire de très gros (*nr*, *np*), ce qui est un caractère embryonnaire, rare chez les Décapodes adultes. Le rhabdome est d'aspect normal. Quant aux ganglions optiques (fig. 7 *a*), leur nombre et leur taille apparaissent également normaux, comme l'avait noté HARMS. Les muscles de l'œil (*ma*, *mr*) sont bien développés.

En résumé, seul l'appareil cristallinien est très différent de celui des autres Crustacés connus. De ce qui précède, il est permis de conclure que l'œil de *Munidopsis polymorpha* est fonctionnel. FAGE et MONOD ont pu attirer quelques individus en plaçant une torche électrique au-dessus de l'eau de la grotte.

Thalassinides (fig. 20, et pl. IV, fig. 8 et 9).

Cette famille est composée de Décapodes fousseurs dans le sable ou la vase. Les yeux sont presque toujours diminués ou absents, et les pédoncules oculaires peuvent affecter des formes insolites. Ces organes ont fait l'objet d'une description par SCHEURING (1923). Les lacunes des figures publiées proviennent, je crois, du réactif trop énergique employé pour la dépigmentation de l'œil : acide azotique dissous dans l'alcool.

Upogebia stellata est la seule espèce très répandue dans la Mer du Nord, à de faibles profondeurs. SCHEURING (qui l'appelle *Gebia lacustris* Da Costa), reconnaît, chez les individus pris à Hélioland par 30 mètres de fond, l'absence de facettes et de ganglions opti-

ques, la grande largeur des cristallins, la variabilité des rhabdomes. Sur mes exemplaires de Roscoff, déterrés à mer basse, le nombre

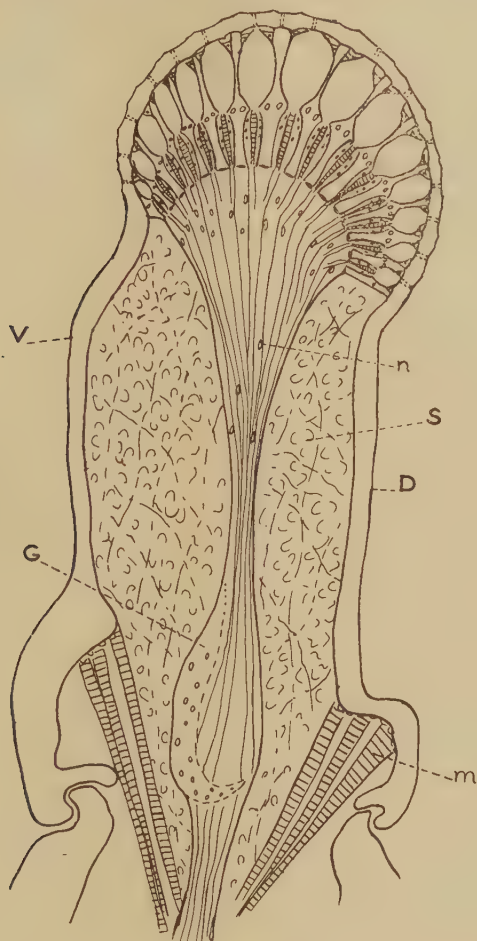


Fig. 20. — Coupe sagittale demi-schématique d'un œil adulte d'*Upogebia littoralis* ($\times 65$). *D*, face dorsale du pédoncule ; *V*, face ventrale ; *G*, masse ganglionnaire interne ; *S*, corps éosinophiles remplissant le pédoncule et provenant de l'involution graisseuse des ganglions optiques moyens ; *m*, muscle releveur de l'œil ; *n* noyau de cellule nerveuse (les noyaux sont figurés d'après leur nombre réel sur une coupe de 5μ d'épaisseur).

des ommatidies varie de 400 à 1.000 suivant la taille des adultes. Ils présentent les mêmes caractères que ceux étudiés par SCHEURING,

sauf pour les rhabdomes, qui sont étroits et peu variables (fig. 9, pl. IV).

Sous une cornée sans facettes se trouve un très long cristallin dont la substance n'est pas entièrement homogène : on y remarque, même sur l'œil frais, de petites inclusions globulaires qui en réduisent la transparence. La rétine, plus courte, paraît normale quant à la pigmentation et à l'aspect du rhabdome, mais les petits noyaux rétinien sont très peu colorables : il y a une grande pauvreté en chromatine dans tout l'appareil visuel adulte, à l'exception des noyaux des cellules cristalliniennes (*n c r*). Le système pigmentaire est très développé, plus abondant que dans les yeux normaux. Enfin, le système nerveux optique est réduit à sa plus simple expression : un seul ganglion, basal (fig. 20), envoyant à l'œil quelques fibres. L'ensemble est parsemé d'un petit nombre de noyaux peu colorables. Autour de ce système, qui occupe l'axe du pédoncule oculaire, se trouve une masse adipeuse éosinophile, représentant la dégénérescence grasseuse des ganglions moyens larvaires : les cellules amœboïdes remplissant le pédoncule sont bourrées de petits noyaux ganglionnaires et de globules gras.

La forme *Upogebia littoralis*, propre à la Méditerranée, est plus petite que *U. stellata* et de coloration bien différente ; les carcinologistes réunissent actuellement ces deux Gébies en une seule espèce. Sur les individus dont j'ai disposé, pêchés à très faible profondeur au pied du vivier de la Station de Banyuls, plusieurs différences notables s'observent par rapport aux Gébies de Roscoff :

1° Il y a des facettes distinctes, au nombre de 600 par œil chez un ♂ de 37 millimètres de long (fig. 8 *a* et 8 *c*, et fig. 20). Ces facettes présentent, toutefois, un aspect embryonnaire : concaves, légèrement écartées les unes des autres, elles ont une fente diagonale *f*, témoignant de l'incomplète soudure des deux cellules sécrétrices.

2° Pour des individus de même sexe et de taille très voisine, les ommatidies sont un peu plus courtes et plus larges que chez la Gémie de Roscoff (fig. 8, pl. IV). Le cône, bien plus que chez cette dernière, est altéré dans sa transparence : les globules réfringents qui le composent sont très visibles, et la perte de lumière dans un tel cristallin doit être considérable. J'ai pu vérifier à Banyuls, même sur l'œil vivant, la réalité de cette disposition.

3° Le rhabdome est très polymorphe : sa forme en section (8 *d*)

varie beaucoup suivant les rétinales. A cet égard, on se rapproche du cas des *Upogebia stellata* d'Héligoland. Le système nerveux (fig. 20) offre le même aspect profondément dégénéré que celui des exemplaires de Roscoff. Les muscles de l'œil (*m*) semblent intacts.

En résumé, les diverses Gébies étudiées présentent en commun les structures suivantes : faible nombre d'ommatidies, absence ou disjonction des facettes, hypertrophie et opacité partielle des cônes, réduction du système ganglionnaire à une seule masse, très probablement la masse interne de nature cérébrale. De plus, les noyaux sont petits et pauvres en chromatine, sauf dans les cellules cristalliniennes.

Chez les *Callianassa*, le pédoncule oculaire est plat, triangulaire, et porte à sa base une tache pigmentée sans facettes contenant les ommatidies. SCHEURING a décrit sommairement deux espèces. *C. Stebbingi*, de Naples, dont la tache oculaire est assez convexe, a des cônes larges, deux fois plus courts que la rétine. Le rhabdome paraît normal. Le système nerveux optique est représenté par un nerf très court, rattaché à la masse interne qui est profonde, accolée aux cérébroïdes. *C. subterranea*, d'Héligoland, dont l'œil est plat, avec une rétine et des cônes très petits, semble manquer de rhabdomes. Le pigment n'existe que dans le tapetum et dans la partie distale du système nerveux (position rappelant le cas du Brachyoure *Cyclodorippe uncifera melanomma*).

Tous les Thalassinides examinés jusqu'ici présentent une involution granulo-graisseuse de la majorité du système nerveux optique : ce qui reste de cet appareil chez l'adulte rappelle la disposition simple des Branchiopodes. Seule la connaissance précise de l'œil larvaire pourrait faire savoir à quel stade de la vie intervient cette dégénérescence : SCHEURING note que chez une Zoë de Gébie l'œil est plus normal que chez l'adulte, mais cette brève indication doit seulement faire désirer de nouvelles recherches.

Je rappelle qu'une étude préliminaire de la croissance globale (p. 91 et gr. 19) montre que la petite taille de l'œil ne peut être attribuée à un accroissement anormalement faible au cours de la dernière phase larvaire des Gébies.

L'œil adulte ainsi transformé est-il fonctionnel? C'est probable, car en aquarium les Gébies ont un phototropisme négatif en plein jour et un faible phototropisme positif si on les éclaire modérément la nuit.

Brachyoures (d'après F. DOFLEIN, 1904).

Dans l'introduction du chapitre actuel (p. 100), j'ai résumé la statistique faite par DOFLEIN sur les *Brachyoures* de profondeur : 15 0/0 seulement parmi eux semblent avoir des yeux très diminués en diamètre. DOFLEIN examine en détail 17 espèces récoltées par la *Valdivia* (3 *Dromiacés*, 5 *Oxystomes*, 2 *Brachyrhynques* et 7 *Oxyrhynques*), sur lesquelles 6 possèdent véritablement des organes visuels anormaux : ce sont un *Dromiacé* et tous les *Oxystomes* :

Homolodromia Bouvieri DOFL. (côtes d'Afrique, profondeur 863 mètres).

Ethusa somalica DOFL. (côte des Somalis, 1.360 mètres).

Ethusina abyssicola, J. SMITH (cosmopolite, 2.700-4.100).

Cyclodorripe uncifera melanomma DOFL. (Indo-Pacifique, 200 à 800 mètres).

C. uncifera glaucomma DOFL. (Indo-Pacifique, 200 à 800 mètres).

C. dromioides ORTM. (Japon, 180 mètres).

De plus, l'*Oxystome* *Cymonomus granulatus* ORTM. est complètement aveugle, avec les pédoncules oculaires épineux et soudés à la carapace.

Je crois utile de reprendre ici les mêmes données suivant un ordre tout différent de celui de DOFLEIN. Dans son texte, les principaux caractères employés pour la classification des yeux réduits, portent sur les points suivants :

- 1° Rapports de taille entre la cornéule et le cristallin ;
- 2° Aspect et position du pigment.

Si l'on invoque les connaissances récentes sur le développement et la croissance des yeux, ces caractères apparaissent difficiles, sinon impossibles à interpréter pour l'anatomie comparée. En effet :

1° *L'épaisseur de la cornéule* varie parallèlement à celle de la chitine environnante, c'est une donnée spécifique et non un trait de régression. Dès 1932, HANSTRÖM note que les espèces banales bien oculées *Carcinus maenas* et *Inachus scorpius* ont une cornée aussi épaisse que celle d'*Hexaplex megalops*, Crabe abyssal considéré comme très dégénéré par DOFLEIN. Au cours de la croissance, la cornéule augmente beaucoup plus vite que le cristallin, si bien que les conclusions sur l'état de l'œil sont trop influencées par l'âge des individus. Nous verrons plus loin ce que l'on peut penser de la largeur des facettes et des cônes ;

2° Les Galathéides montrent l'absence de corrélation entre la structure des ommatidies et la présence de pigment ; de très gros yeux peuvent être entièrement incolores, et des organes atrophiés peuvent conserver leur mélanines. La formation du pigment dépend de facteurs chimiques et non de la taille des parties. Il en est de même chez les Brachyours : *Scyramathia Rivers-Andersoni*, à gros yeux incolores, contraste avec *Cyclodorippe uncifera melanomma* dont les yeux très réduits contiennent les pigments rétinien et irien normaux.

10 Brachyours étudiés, sur 17, manquent de pigment rétinien et 5 seulement se montrent dépourvus de pigment périphérique : ce fait ne concorde pas avec le développement normal, où le pigment rétinien apparaît presque toujours le premier.

Les critères choisis par DOFLEIN étant laissés de côté, on peut grouper divers traits de régression communs aux six Crabes énumérés ci-dessus :

1° *Faible taille, et faible nombre d'ommatidies.* — Les Brachyours normaux étudiés par DOFLEIN ont de 12 à 110 millimètres de longueur céphalothoracique. Les Oxystomes, tous à petits yeux, ont de 4 à 11 millimètres, et la forme avcugle *Cymonomus* se trouve être aussi la plus petite. *Homolodromia Bouvieri* a 18 millimètres pour la même longueur. En relation avec ces faibles tailles, les nombres d'ommatidies sont peu élevés. Je les ai évalués d'après le nombre d'éléments représentés sur les coupes sagittales faites par DOFLEIN. Si l'on suppose l'œil hémisphérique et les facettes égales entre elles, le nombre total N se déduit du nombre n en coupe mince par $N = \frac{2}{\pi} n^2$. On trouve ainsi que les yeux réduits ont de 150 à 600 ommatidies, les normaux possédant de 150 à 8.000. Au-dessus de 1.000 ommatidies, il semble que les yeux de Crustacés déjà connus présentent toujours une architecture à peu près normale.

2° *Facettes peu modifiées.* — La forme et l'épaisseur de la cornéule sont des caractères spécifiques. Le diamètre des facettes dépend avant tout de la taille de l'animal : aussi bien sur les yeux réduits que sur les normaux, il varie à peu près comme la racine carrée de la longueur du céphalothorax. Aussi, les facettes se montrent-elles de très mauvais indicateurs de régression : l'œil du *Geryon affinis*, gros Crabe abyssal, est de structure presque nor-

male, et ses facettes sont arrondies et disjointes, tandis que les facettes des *Ethusa* et *Homolodromia* sont hexagonales et contiguës. Seuls les *Cyclodorippe* ont des éléments superficiels disjointes ou absents.

3° *Raccourcissement des cristallins*. — Chez tous les Oxystomes à petits yeux, les cristallins sont plus larges que hauts, en forme de lentille biconcave. Cet aspect se retrouve chez des yeux normaux pauvres en facettes : ceux de l'Oxyrhynque *Physachæus ctenurus* (200 facettes) et du Brachyrhynque *Trichopeltarium Alcocki* (150 facettes).

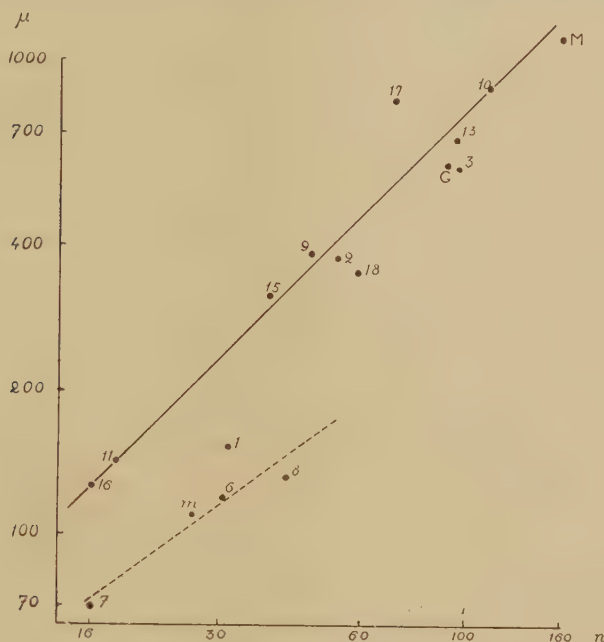
En somme, la compression des ommatidies, quand elles sont très nombreuses, provoque l'allongement des cônes (très longs chez *Geryon affinis* qui a plus de 7.000 facettes). La seule exception à cet ensemble de faits concerne *Homolodromia Bouvieri*, qui a de longs cristallins malgré le nombre encore faible de 600 facettes.

4° *Anomalies rétinienne*s. — Les rétinules sont courtes, les rhabdomes sont larges, particulièrement volumineux chez les deux formes de *Cyclodorippe uncifera* : la forme *glaucoma* possède des rhabdomes très irréguliers. Les noyaux rétiniens sont parfois plus gros que la normale (caractère embryonnaire), parfois petits et peu colorables (déficience de chromatine, rare chez les Insectes et commune chez les Crustacés). Les gros noyaux de la forme *glaucoma* sont irréguliers, leur contour est déchiqueté. Les Brachyours abyssaux à gros yeux (tels que *Geryon affinis*) montrent souvent une réduction de la chromatine rétinienne, mais n'offrent jamais de noyaux d'allure embryonnaire.

5° *Hauteur totale de l'ommatidie relativement faible*. — Aux petits nombres d'ommatidies correspondent des éléments courts. Chez les yeux normaux, j'ai comparé la hauteur totale des ommatidies à leur nombre sur une coupe sagittale de l'œil (d'après les figures de DOFLEIN). Sur le graphique 21, il apparaît que ces deux grandeurs varient à peu près proportionnellement. Les Galathéides *Munida bamffica* et *Galathea squamifera* montrent à cet égard les mêmes relations que les Brachyours. Chez les yeux réduits en structure, parmi lesquels j'ai placé *Munidopsis polymorpha*, le coefficient de proportionnalité apparaît environ deux fois plus faible : ce groupe est décalé en-dessous du groupe normal.

6° *Dégénérescence des ganglions optiques*. — Comme chez les Insectes, la partie la plus atteinte est la lame ganglionnaire externe,

toujours absente ou diffuse chez les espèces de Brachyours à rétine raccourcie. Par contre, les espèces normales possèdent presque toutes une lame externe massive, où apparaissent des grou-



Graphique 21. — Corrélations entre le nombre et la hauteur des ommatidies chez les Brachyours (d'après les figures et les chiffres de DOFLEIN). Coordonnées logarithmiques. — En abscisse, nombre d'ommatidies visibles sur une coupe sagittale de l'œil. En ordonnée, hauteur totale d'une ommatidie moyenne du centre de la coupe. Les points de la partie inférieure du diagramme correspondent à des yeux réduits en structure : 1, *Homolodromia Bouvieri*; 6, *Cyclodorippe uncinifera melanomma*; 7, *C. uncinifera glaucoma*; 8, *C. dromioides*; m, *Munidopsis polymorpha* (Galathéide étudié p. 127 ci-dessus). Les points de la partie médiane du diagramme correspondent à des yeux normaux ou très volumineux : 2, *Hypsophrys longipes*; 3, *Homolochunia Valdivæ*; 9, *Cyrtomaia Suhmi*; 10, *Platymaia Wyville-Thomsoni*; 11, *Physachaeus ctenurus*; 13, *Pleistacantha Moseleyi*; 15, *Scyramathia Rivers-Andersoni*; 16, *Trichopeltarium Alcocki*; 17, *Geryon affinis*; 18, *Macropodia rostrata* (d'après le présent travail); G, *Galathea squamifera* (même remarque); M, *Munida bamffica* (même remarque).

pements de fibres en *neurommatidies* très visibles. Sur les trois ganglions internes, il n'en reste que deux chez *Homolodromia* et *Ethusina*. Les autres yeux réduits correspondent à trois masses,

les deux externes de faible taille et l'interne toujours bien conservée. Autant que l'on puisse en juger d'après les figures, les masses disparues sont remplacées par des amas mésodermiques à boules de dégénérescence graisseuse.

En résumé, les diverses parties de l'appareil optique des Brachyours se comportent de façon analogue en ce qui concerne les réductions de taille, sauf pour les éléments des deux extrémités : cornéules et masse ganglionnaire interne, qui ne suivent pas la diminution générale, et pour les rhabdomes qui sont hypertrophiés.

Résumé d'ensemble sur les yeux réduits de Crustacés.

Les phénomènes de réduction oculaire se présentent moins simplement que chez les Insectes. Si les rhabdomes et la lame ganglionnaire externe suivent les mêmes règles chez presque tous les Arthropodes examinés, les autres éléments offrent beaucoup de déformations spéciales aux Crustacés. La cause doit en être recherchée dans les particularités de vie de ces animaux :

a) Les Crustacés obscuricoles passent souvent par des phases larvaires nageuses de surface, pourvues de gros yeux. Une partie des organes larvaires peut se conserver chez l'adulte émigré en profondeur, l'autre partie étant phagocytée : ces faits de dégénérescence tardive sont rares chez les Insectes.

b) Les groupes très anciennement cantonnés dans les eaux profondes ont acquis parfois une spécialisation extrême pour la vision par superposition : même dans de très gros yeux, les facettes et le pigment peuvent manquer, ce qui ne s'observe jamais chez les Insectes.

Il faudrait mieux connaître la vie larvaire des espèces pour analyser ces mécanismes, aboutissant à des hypertrophies singulières comme à une dégénérescence partielle très marquée. En attendant, il me reste à résumer les principales dispositions anatomiques rencontrées chez les adultes :

1° Œil externe.

L'aspect des *facettes* ne permet guère de déceler un œil réduit : la forme et l'épaisseur de la cornéule sont des caractères spécifiques sans liaison régulière avec l'état des parties internes. Quant au

diamètre des facettes, il dépend surtout de la taille de l'animal. Les éléments sont dissociés ou manquent, non seulement sur des yeux très réduits, mais aussi sur certains yeux très gros, comme celui de *Geryon affinis*. La cornée reste terminale et plus ou moins sphérique dans la plupart des yeux modifiés : toutefois, beaucoup de Schizopodes et de Thalassinides portent une cornée plate au milieu d'un pédoncule oculaire foliacé.

Le nombre d'ommatidies descend presque toujours au-dessous de mille dans les cas de régression interne. Comme ce nombre dépend de la taille du Crustacé, ce sont les espèces les plus petites qui présentent le plus souvent des yeux atrophiés.

La hauteur de l'ommatidie est d'autant plus grande que le nombre des facettes est plus élevé : pour les yeux normaux, il semble y avoir proportionnalité entre cette hauteur et la racine carrée du nombre des facettes. Donc, à partir d'un certain nombre d'éléments, les compressions latérales sont suffisantes pour donner aux cônes et aux rétinules l'allongement caractéristique de l'ommatidie « normale ».

2° Cristallins et pièces cristalliniennes intermédiaires.

Ces parties manquent beaucoup plus rarement que chez les Insectes : cela tient à leur développement précoce. Ainsi, l'Ecrevisse souterraine *Cambarus pellucidus*, dont l'œil ne comprend que trois couches hypodermiques à peine différenciées, possède encore des globules réfringents à quatre cellules, homologues des cristallins. Le seul cas d'absence totale des cônes est celui du Macroure marcheur *Eryoneicus*, où, d'après HANSTRÖM, la cornée recouvre directement une courte rétine. Chez le Brachyoure *Cyclo-dorippe uncifera glaucoma*, certaines ommatidies sont dépourvues de cônes, d'autres en ont de très petits. Enfin, quelques Crustacés à petit nombre de facettes montrent des cristallins en lentilles biconcaves, plus larges que hauts : cela se rencontre chez divers Brachyours et chez *Bentheuphausia amblyops*.

En dehors de ces exemples peu nombreux où le cristallin est réduit, la majorité des espèces présente au contraire une hypertrophie des pièces réfringentes : *Sergestes*, *Systellaspis*, *Geryon*, etc... ont simplement des cônes très allongés. Les Gébies ont d'énormes

cristallins, de structure hétérogène, beaucoup plus volumineux que les rétinales.

Entre le cône et la rétine se place une colonne réfringente intermédiaire, de nature cristallinienne. D'habitude, cette pièce ne prend une longueur notable que dans les gros yeux, et beaucoup de Crustacés normaux en sont dépourvus. Le curieux *Munidopsis polymorpha* présente le seul cas connu d'hypertrophie de la pièce intermédiaire par rapport au cône, et cela dans un œil notablement réduit.

3° Rétinule et lame ganglionnaire externe.

La rétinule est parfois simplement raccourcie, comme chez les Galathéides peu modifiés, où le rhabdome et les noyaux conservent un aspect normal. Le plus souvent intervient une forte réduction de la chromatine rétinienne (noyaux petits et très peu colorables), même quand la rétine garde son volume habituel. Cette diminution du rapport nucléo-plasmatique, très rare chez les Insectes, paraît générale chez les Décapodes de profondeur. Il faudrait suivre le développement pour analyser ce phénomène : on sait déjà, grâce à SCHEURING, que la zoë d'*Upogebia stellata* présente un appareil nucléaire rétinien à peu près normal ; il en serait de même pour la zoë de *Geryon affinis*, d'après DOFLEIN.

L'apparence inversée (noyaux rétinien très gros par rapport au cytoplasme), qui est la règle dans les yeux réduits d'Insectes, ne se trouve nettement démontrée jusqu'ici que dans l'œil très aberrant de *Munidopsis polymorpha* et de *Cyclodorippe uncifera*.

Le rhabdome offre des anomalies comparables à celles des Insectes microphthalmes : ce fuseau cuticulaire s'élargit, devient plus éosinophile que de coutume et montre parfois un grand polymorphisme suivant les ommatidies. Les stries (disques empilés) du rhabdome, toujours plus nettes chez les Crustacés, disparaissent rarement : tout au plus peut-on citer à cet égard l'absence de stries chez *Pasiphaea metriomma* (d'après DOHRN). Seul parmi les yeux réduits de Crustacés, celui de *Munidopsis polymorpha* fait, une fois de plus, exception par ses rhabdomes étroits et peu colorables. Les cas d'absence complète de ces éléments sont encore plus rares et plus douteux que chez les Insectes : j'ai relevé sans certitude celui de la Crevette bathypélagique *Hymenodora gla-*

cialis (d'après WELSH et CHACE) et celui du *Callianassa subterranea* (SCHEURING).

Derrière une rétine plus ou moins dégénérée se trouve une lame ganglionnaire externe diffuse, pauvre en neurones et dépourvue de masse plexiforme de substance blanche. Les *neurommatidies* caractéristiques des Arthropodes nocturnes (voir note p. 21) y manquent sans exception, ce qui est à peu près inévitable vu l'origine rétinienne de ces organites.

4° Système ganglionnaire interne.

Les trois masses plexiformes internes ne subissent pas le même sort au cours de la vie des Crustacés. Lorsqu'il y a dégénérescence graisseuse de l'appareil visuel, comme chez les Gébies, seule la masse la plus interne, de nature cérébrale, persiste chez l'adulte avec des dimensions à peu près normales. Quelques Brachyours abyssaux présentent une forte réduction des ganglions optiques intermédiaires, sans diminution notable de la masse interne. Ce cas fait le passage à celui des yeux peu modifiés, où la seule partie ganglionnaire réduite est la lame externe, dont nous venons de signaler le parallélisme avec la rétine.

Il reste à étudier les yeux profondément altérés, où la zone superficielle se borne à quelques assises indifférenciées : de tels stades, préliminaires à la cécité absolue, sont encore très sommairement décrits, à l'exception des deux *Cambarus* figurés par G. H. PARKER :

Cambarus pellucidus, déjà cité plus haut pour ses globules cristalliniens, n'a qu'une seule masse ganglionnaire à gros noyaux. *C. setosus* dont le coussinet hypodermique oculaire ne contient même plus de globules réfringents, montre aussi une masse interne assez volumineuse. Chez deux cavernicoles de Dalmatie, cette masse nerveuse est encore vaguement divisée en trois lobes : *Troglomissis vjetrenicensis*, d'après STAMMER, serait au stade oculaire de *Cambarus pellucidus*, tandis que *Troglocaris Schmidtii*, d'après BABIĆ, montre simplement de l'hypoderme banal autour de la masse ganglionnaire interne trilobée. L'Amphipode *Niphargus* sp., examiné par STRAUSS, n'a plus qu'un petit ganglion optique accolé au cerveau.

Conclusion sur les yeux des Crustacés.

Par ordre de réduction de plus en plus rare, on peut énumérer : les cellules rétinienne et la lame ganglionnaire externe, les deux ganglions intermédiaires, les rhabdomes, les cristallins, et la masse nerveuse interne qui persiste toujours la dernière. Les facettes disparaissent assez rarement, et, même alors, l'hypoderme sécrète au-dessus du rudiment visuel une cornée plus mince que la chitine du pédoncule.

Les principales différences à noter par rapport aux Insectes concernent les cristallins, hypertrophiés dans beaucoup d'yeux réduits de Crustacés, et les masses ganglionnaires optiques, souvent frappées de dégénérescence tardive. Cette dernière régression paraît rare chez les Insectes. sauf dans le cas très particulier des sexués de Termites. Enfin, il y a des divergences dans le sort de l'appareil nucléaire : les rétines et ganglions de Crustacés obscuricoles sont souvent très pauvres en chromatine, tandis que les parties correspondantes des Insectes souterrains contiennent de gros noyaux très colorables, témoins d'un état embryonnaire.

En résumé, les longues phases larvaires des Crustacés supérieurs favorisent l'intervention de processus complexes, hypertrophie ou dégénérescence, rarement observés dans les yeux au cours de la vie brève de la plupart des Insectes.

C. Remarques générales sur les réductions oculaires.

L'anatomie des organes réduits a servi d'argument aux divers théoriciens de l'évolution. Je m'abstiendrai ici de commentaire à ce point de vue : les naturalistes qui désireraient le développer trouveront, je l'espère, dans les pages précédentes, des exemples assez variés pour satisfaire à toutes les doctrines. Parmi bien d'autres, on pourra noter de nombreux cas de conservation d'organes inutiles, les Arthropodes cavernicoles ou de grandes profondeurs ayant souvent des parties spéciales à la vision diurne : facettes, pigment, cristallins coniques, etc... encore très différenciées. Une fois de plus, l'adaptation au milieu se montre essentiellement statistique.

Il me reste à grouper quelques remarques d'ensemble, d'ordre anatomique et embryologique. N'ayant pas trouvé le temps de faire une bibliographie étendue des organes rudimentaires, je me limiterai aux yeux des Arthropodes et de quelques Vertébrés particulièrement classiques (notamment les petits Mammifères étudiés par ROCHON-DUVIGNEAUD).

a) L'hypothèse la plus simple pour interpréter la structure des yeux réduits consiste à envisager un *arrêt du développement* : les figures observées seraient alors exactement superposables à des stades connus de la morphogénèse normale.

En fait, même dans les cas les plus démonstratifs, cette superposition complète n'est pas réalisée. Deux motifs principaux en sont cause : 1° la cornée ne peut rester aussi mince que chez l'embryon sans que l'œil en souffre. 2° après l'arrêt du développement, les cellules suivent la croissance générale du corps et leurs proportions initiales sont perdues. En effet, on observe chez beaucoup d'yeux très réduits intérieurement une cornée d'épaisseur normale et des facettes régulières, du diamètre habituel pour la taille de l'animal considéré ⁽¹⁾. Il y a donc certaines parties de l'appareil optique frappées plus souvent que les autres d'arrêt de développement. Voici des exemples fréquents de ce premier processus : *atrophie pure et simple* :

Insectes : cônes, cellules rétinienues (noyau et cytoplasme), ganglions optiques.

Crustacés : cytoplasme rétinien, lame ganglionnaire externe, plus rarement les deux ganglions intermédiaires, plus rarement encore les cônes et les noyaux rétinienues :

Vertébrés : cellules et fibres ganglionnaires (petits Rongeurs, Taupe, nombreux Reptiles et Amphibiens), persistance du corps vitré vasculaire initial (Taupe, certains individus chez le Hérisson).

De même que le développement normal comprend des stades durables et des formes de passage très fugitives, de même les yeux atrophiés ne montrent pas tous les stades possibles : certains cas de transition, comme celui du rhabdome absent dans une réti-

⁽¹⁾ Il est donc difficile, souvent impossible, de préjuger de l'état interne d'un œil d'après son aspect extérieur. J'ai indiqué, à titre d'essai, p. 121, quelques corrélations entre le nombre de facettes des Insectes, leur taille et leur structure oculaire. Ces rapports caractéristiques sont encore à établir pour les divers groupes de Crustacés.

nule encore assez haute, paraissent très rares dans la nature. Seules les phases embryonnaires stables sont fréquemment conservées.

b) En seconde hypothèse, on peut admettre un développement complet des organes visuels, suivi plus tard de *régression* de certaines parties.

Ce phénomène de *dégénérescence secondaire* paraît moins répandu chez les Arthropodes que les faits d'atrophie simple. Les Insectes le présentent rarement (cas très spécial des sexués de Termites), mais beaucoup de Crustacés subissent, à un stade larvaire encore à préciser, une dégénérescence graisseuse des ganglions optiques et une régression des noyaux rétiens. Chez les Vertébrés, diverses espèces souterraines naissent avec des yeux assez volumineux, puis montrent une réduction plus ou moins forte des divers éléments visuels. Tel est le cas du Protée, d'après les indications non confirmées de KAMMERER, et celui de *Typhlotriton spelæus*, d'après EISENMANN.

Pour autant que l'on sache, le mécanisme de ces dégénérescences est souvent la phagocytose — on peut invoquer aussi une mauvaise nutrition ou une oxygénation défectueuse de l'organe considéré.

c) L'examen de nombreuses espèces démontre l'existence d'une troisième disposition, difficile à prévoir *a priori* : l'*hypertrophie* de quelques éléments au milieu d'un œil par ailleurs nettement réduit. Cette hypertrophie, dans les cas actuellement connus, n'atteint que des parties purement réfringentes :

Chez les Arthropodes, la plupart des yeux modérément diminués montrent un grand élargissement relatif des rhabdomes : ces sécrétions cuticulaires rétiennes acquièrent là une forme, une position et une colorabilité tout à fait anormales. Divers Crustacés obscuricoles, souvent à petits yeux, ont des cristallins très volumineux, chacun de ces cônes étant deux à dix fois plus gros que la rétine correspondante. Il s'agit, là encore, d'une sécrétion réfringente : les cellules rétiennes et cristalliniennes, malgré leur allure embryonnaire dans les cas les plus fréquents, témoignent d'une activité sécrétrice inusitée.

Chez la plupart des petits Rongeurs et beaucoup de Vertébrés inférieurs terricoles, l'œil, relativement réduit, contient un cristallin énorme, sphérique, au devant d'une rétine plus ou moins atrophiée : ces animaux ont de 2 à 24 dioptries d'hypermétropie. Il y a, cette fois, hypertrophie d'un organe cellulaire. Le cristallin de la

Taupe offre un passage entre l'atrophie simple (vu sa petite taille) et l'hypertrophie locale (étant donné la grosseur et l'irrégularité des cellules qui le composent).

d) Nous sommes réduits à des hypothèses sur le *déterminisme des réductions oculaires* :

Pour la *faible taille de l'œil*, on peut invoquer une compression précoce de l'ébauche visuelle par les organes environnants (développement hâtif de la chitine et des appendices céphaliques) et peut-être aussi une mauvaise nutrition de l'hypoderme oculaire.

Pour le *faible nombre d'ommatidies*, en plus des causes précédentes, je crois souvent nécessaire d'admettre un manque d'aptitude à la division des cellules initiales : de fait, les yeux très pauvres en facettes contiennent généralement des noyaux d'aspect fort dégénéré.

La *taille absolue* des cellules visuelles est en corrélation avec trois autres données : la taille de l'animal, le nombre de facettes, et, de façon moins constante, le groupe systématique. Il est donc nécessaire, et j'insiste encore sur ce point, de noter ces éléments de comparaison toutes les fois que l'on veut interpréter un œil quelconque. En général, tenu compte de ces proportions, les cellules sont d'autant plus grosses que l'œil est plus réduit, sauf pour les neurones de la plupart des Crustacés.

Les atrophies oculaires de certains mutants de *Drosophile* fournissent de précieuses indications sur le *déterminisme génétique* des parties visuelles : par exemple, l'œil externe peut disparaître entièrement chez les individus *eyeless* sans que les ganglions internes changent de taille : ces notions gagneraient beaucoup à de nouvelles études histologiques ⁽¹⁾.

En ce qui concerne les faits de *dégénérescence postembryonnaire*, ils semblent dus à la fois à une mauvaise nutrition de l'œil et à des phénomènes de phagocytose plus ou moins intense. Chez les reines de Termites, et chez les Crustacés fouisseurs vivant dans la vase, l'influence du changement de nutrition et d'oxygénation ne fait guère de doute. Il en est de même pour les parasites après la fixation sur l'hôte.

(1) Quelques chercheurs ont établi des faits intéressants sur la précocité de détermination des yeux de *Drosophile* : Voir en particulier les travaux de HERSH et de KRAFKA, résumés ici p. 25.

Enfin, les *hypertrophies des rhabdomes ou des cristallins* dans les yeux réduits me paraissent difficiles à expliquer, d'autant plus qu'il s'agit de sécrétion exagérée de la part de cellules moins différenciées qu'à l'ordinaire. Comme conséquence pour la vue de l'animal, on peut se demander si de telles hypertrophies des pièces réfringentes ne compensent pas en partie la déficience rétinienne. Le rôle exact des cristallins et rhabdomes d'Arthropodes est encore trop mal connu pour que l'on se prononce sur ce point. En tous cas, parmi les divers processus indiqués ci-dessus, ces derniers méritent tout spécialement de nouvelles recherches.

VII

RÉSUMÉ D'ENSEMBLE

Malgré la diversité de structure des ommatidies, l'œil à facettes des Arthropodes témoigne d'une certaine unité de composition. Il doit exister, de ce fait, quelques processus très généraux dans la morphogénèse d'un tel organe. Je crois avoir mis en valeur, à travers les multiples cas d'espèce, un certain nombre de possibilités de développement ou de croissance communes à toutes les formes déjà étudiées ou à une grande partie d'entre elles :

1° Le *développement* de l'œil fait apparaître successivement les parties suivantes : ganglions optiques, rétine et cellules pigmentaires périphériques, cornée et cristallins. Cet ordre déjà bien établi se retrouve chez les quatre Insectes examinés. Sur un matériel favorable, à savoir la nymphe de *Formicina flava*, j'ai pu retracer la filiation cellulaire des éléments de l'ommatidie : il y a, dès les premières divisions de l'ébauche hypodermique, séparation très précoce entre un groupe nucléaire interne et un groupe externe. La série interne conduit à la rétine et aux cellules pigmentaires qui l'entourent, la série externe conduit, plus tardivement, aux cellules cornéennes et cristalliniennes. Ces faits n'apparaissent pas dans le texte des précédents auteurs, bien que les figures de MOROFF (1912), relatives à l'ébauche optique de *Palæmon*, contiennent implicitement les mêmes séries nucléaires, dont la généralité reçoit ainsi un début de confirmation.

2° Le chapitre sur la *croissance* des yeux composés est presque entièrement nouveau, très peu de zoologistes ayant abordé jusqu'ici ce phénomène.

Après l'éclosion, l'accroissement du nombre d'ommatidies est assuré par une zone hypodermique latérale, où se différencient les éléments supplémentaires. Ceux-ci poussent par bouquets successifs, parallèlement au rythme des mues : ils ne deviennent externes et fonctionnels que deux à trois stades après les divisions qui leur ont donné naissance. Le nombre des facettes augmente assez régu-

lièrement après chaque mue, sauf dans le cas très spécial du Crabe *Macropodia rostrata*, où il y a des phases d'arrêt.

Très généralement, les ommatidies de l'animal nouveau-né ont déjà leur nombre de cellules définitif : leur croissance est marquée par un allongement plus faible que celui du corps de l'Arthropode, mais assez comparable comme taux final à l'accroissement de largeur céphalique. L'augmentation du nombre des ommatidies, jointe au durcissement de la chitine périoculaire, impose une limite pratique à l'élargissement des parties comprimées : facettes et bases des rétinules : cette limite, commune à tous les cas étudiés, correspond à un doublement de largeur pendant la vie larvaire de l'Insecte ou pendant l'existence postlarvaire du Crustacé Décapode.

Il résulte de ces faits que, chez les espèces à croissance condensée dont le taux d'allongement total ne dépasse pas 7 au cours de la vie, la surface de l'œil et le volume de l'ommatidie sont multipliés tous deux par un nombre voisin de 10. D'autre part, il est vraisemblable que les qualités optiques de l'œil, surtout en ce qui concerne la netteté des images, s'améliorent pendant la croissance de l'individu.

Les ommatidies, faciles à mesurer avec précision, constituent un matériel de choix pour l'épreuve des doctrines de la croissance relative. J'ai constaté sur beaucoup de grandeurs cellulaires une croissance moyenne simple par rapport à la taille de l'animal, une relation allométrique du type $y = b x^{\alpha}$ pouvant représenter cet accroissement relatif de manière satisfaisante. La hauteur rétinienne est, à cet égard, l'élément le plus démonstratif chez les cinq Arthropodes suivis, mais les autres dimensions de l'œil fournissent souvent des résultats moyens tout aussi clairs. Les constantes d'équilibres α sont presque toujours, entre grandeurs comparables, comprises entre 0,5 et 0,8, ce qui exprime ce fait général que l'œil croît notablement moins que le corps.

Chez le Grillon domestique et *Macropodia*, l'époque de puberté marque une phase critique, à partir de laquelle la croissance de l'œil par rapport au corps devient plus importante : pour de nombreux éléments, ce changement correspond à un doublement de α . Chez *Galathea squamifera* et *Upogebia littoralis*, le phénomène inverse se produit : α baisse souvent de moitié après la puberté.

Entre adultes de tailles et d'espèces différentes existent aussi des liens, plus imprécis d'ailleurs, entre les dimensions de l'œil et la

taille du corps : ces règles de proportion, que je me propose d'étudier moins sommairement par la suite, se présentent jusqu'ici de la façon suivante : à un premier examen, la hauteur des ommatidies augmente à peu près comme la longueur du corps, et le nombre des facettes comme le carré de cette longueur. Le coefficient de proportionnalité change suivant qu'il s'agit d'yeux volumineux, normaux, ou réduits.

3° Dans la dernière partie de ce mémoire, j'ai tenté une révision générale des *structures d'yeux réduits* décrites chez les Arthropodes, en y ajoutant l'étude de vingt cas nouveaux. Il semble que les anomalies de proportions et de structure constatées résultent bien plus de l'embryologie de l'œil que de sa croissance : celle-ci, pour les quelques exemples connus, se montre aussi active, sinon plus, que dans les yeux normaux. A bien y réfléchir, il ne saurait guère en être autrement, car l'hypoderme des yeux atrophiés est plus analogue que de coutume à celui de la chitine banale : comme ce dernier, il doit se montrer capable de division et d'accroissement cellulaire.

Chez les Insectes, l'état des parties réduites correspond presque toujours à des stades d'arrêt du développement normal, sauf pour le rhabdome, sécrétion cuticulaire de la rétine, qui montre de singulières hypertrophies.

L'œil des Crustacés, dont les vicissitudes sont plus nombreuses au cours du développement, des métamorphoses larvaires et de la longue croissance, offre des cas d'espèce beaucoup plus variés.

En résumé, trois processus bien différents peuvent intervenir pour déterminer la structure adulte des yeux réduits : *atrophie* simple, c'est-à-dire arrêt du développement normal (rétine de tous les Arthropodes étudiés, cônes réfringents des Insectes); *hypertrophie* de certaines sécrétions (rhabdome de tous les Arthropodes, cônes des Crustacés); *dégénérescence* au cours de la vie larvaire, comme pour les ganglions optiques de divers Crustacés fouisseurs ou parasites, qui subissent une fonte graisseuse.

Chacun de ces phénomènes est à reprendre plus tard, sur des exemples bien choisis, à la lumière des méthodes cytologiques, embryologiques et expérimentales.

Le présent travail, simple révision de morphogénèse comparée, s'imposait comme première étape indispensable et pourrait servir de point de départ à de nouvelles recherches.

TABLE

Données sur la croissance

N. B. — Les dimensions indiquées représentent la moyenne de quatre individus, la moyenne de quinze individus. Pour les méthodes de mesure.

Numéro du stade	I	II	III	IV	V
Durée en jours à 34° . . .	2	2	2	3	3
Longueur du corps	2 mm. 05	3,1	4,45	5,8	7,50
Largeur de la tête	0 mm. 70	0,84	1,01	1,20	1,41
Changements les plus notables					Sexes reconnaissables ébauche d'oviscape
Nombre de facettes N . . .	145	192	245	335	405
Surface des facettes maximales (en μ^2)	470	540	630	750	880
Hauteur de l'ommatidie (μ) .	60	77	97	116	140
Hauteur de la rétine . . .	42	56	71	85	105
Surface de N facettes moyennes	0 mm ² 066	0,085	0,103	0,161	0,220
Volumedela cornéule (déca μ^3)	2,3	2,5	2,75	4,1	5,1
Volumedu cristallin (déca μ^3)	0,5	0,95	1,9	3,9	5,9
Volumede la rétine (déca μ^3)	1,1	2,1	4,0	7,5	10,5
Volumede l'œil (d'après N ommatidies moyennes) .	0 mm ³ 0026	0,0045	0,0071	0,015	0,024

II

Grillon domestique.

s ♀ à chaque stade. Les tailles du corps et de la tête correspondent à la
r pages 7 à 9. Les individus sont pris au début de chaque stade.

VI	VII	VIII	IX	X	♀ adulte	Taux de croissance totale
3	4	4	5	7		35 jours
9,6	11,5	13,0	15,4	17,2	20,4	× 10
1,85	2,18	2,45	3,16	3,35	4,2	× 6
Augmentation brusque de la tête	Ebauches alaires visibles		Fourreaux alaires visibles Maturation génitale		Ailes et tarière complète	
680	930	1 060	1.620	1 745	2 400	× 17
1.040	1.260	1.380	1.920	1.940	1.640	× 4,1 (au stade X)
186	202	218	270	280	320	× 5,3
132	140	165	190	195	218	× 5,3
0,430	0,640	1,06	1,82	2,02	2,47	× 37
10,4	12,7	20	27,5	28,5	30	× 13
13,2	16,6	19,4	37	40	67	× 135
22,5	30	37	63	75	112	× 100
0,067	0,095	0,180	0,420	0,480	0,840	× 320

TABLEAU IX. — *Données sur la croissance larvaire de Schistocerca gregaria* ♂.

Les nombres inscrits correspondent, pour chaque stade, à la moyenne de quatre individus ♂ pris dès le début du stade. Dans chaque œil, une quinzaine d'ommatidies de la zone la plus ancienne ont été mesurées : les moyennes seules sont reportées ici.

Stades	Longueur du corps mm.	Lar- geur de la tête mm.	Nombre des facettes N	Diamètre des facettes			Rétinule			Volume déca μ cubes	Cristallin			Ommatidie		Volume de N ommatidies moyennes mm ³
				Maxi- mum μ	Mini- mum μ		Hau- teur μ	Distal μ	Diamètre Basal μ		Hau- teur μ	Grand dia- mètre μ	Volume déca μ cubes	Hau- teur μ	Volume déca μ cubes	
Adultes ♂	49,8	6,35	9.400	29,5	25,5		456	21,5	6,5	92	115	20	12	650	225	2,1
V	38	5,4	7.685	39	18,5		405	16,5	5,8	49	98	19	9	570	212	1,6
IV	28,9	4,2	6.480	30,5	20		306	18	9	48	72	23,5	10,5	426	130	0,84
III	18	3,03	4.675	25,5	16		201	16	8,5	24,5	53,5	19	5	290	62	0,29
II	11,7	2,37	3.850	22,5	13,5		154	15	5,5	15	40,5	13,5	2	218	33	0,13
I	8,05	1,71	2.470	20	15,5		114	13	6,5	9	30,5	10	0,77	164	25	0,06
Taux d'accroiss ^t total	× 6,2	3,7	3,8	2,0	1,7		4,0	1,7	1,7	10	3,7	2	16	3,9	9	35

TABLEAU X. — *Données sur la croissance de Notonecta maculata.*
Les nombres indiqués représentent la moyenne de quinze individus à chaque stade, pris au début du stade.

Numéro du stade	I	II	III	IV	V	♂ adulte	♀ adulte	Taux de croissance du stade I au ♂	Constante d'équilibre par rapport au corps ⁽¹⁾
Durée en jours à 15° . . .	9 à 10	19-20	18-19	27	25				
Longueur du corps au début du stade . . .	2 mm. 8	4,4	6,2	8,4	12	14,6	15,8	5,2	
Nombre moyen de facettes N	880	1.500	1.870	2.330	3.095	3.625	3.720	4,1	0,76
Nombres extrêmes de facettes . . .	830 945	1.370 1.630	1.820 1.930	2.170 2.550	3.030 3.230	3.270 3.750	3.300 3.880	»	
Largeur des facettes moy. latérales . . .	19,4	22,2	25,5	27,5	31,2	34	35	1,75	0,35
Largeur des facettes extrêmes de l'œil . . .	18,5 26,0	19,8 25	23,6 29,7	24,5 28,8	29,3 34,3	30 35,1	30,2 35,4	»	
Surface de N facettes moy.	0 mm ² 28	0,64	1,05	1,52	2,6	3,6	3,9	13,4	0,72
Hauteur d'une ommatidie latérale . . .	96	120	147	173	220	293	310	3,05	0,62
Hauteurs extrêmes des ommatidies . . .	86 120	108 160	136 157	160 179	211 227	264 300	270 320		
Épaisseur de la cornéule.	7,5	10	12	15	22	47	»	6,3	
Rétinule : épaisseur . . .	4,5	8,3	13,5	30,4	46,6	70	73	15,3	0,54
Cellules de Semper : hauteur	2,0	2,1	2,1	2,7	5,7	7,1	»	3,5	»
Volumes : Cornéule déca μ ³	2,4	4,2	6,7	9,8	18,4	47	»	19	»
Noyau rétinien déca μ ³ . .	117	131	148	207	307	384	»	3,3	»
Ommatidie déca μ ³ . . .	17	28	45	64	104	164	181	10,8	0,45
N ommatidies moyennes . .	0 mm ³ 015	0,042	0,085	0,15	0,32	0,59	0,68	39	0,73

⁽¹⁾ Pour les volumes, par rapport au cube de la longueur du corps, pour les surfaces, par rapport à son carré.

TABLEAU XI. — *Mesures d'ommatidies*

Chaque élément a été mesuré sur une vingtaine d'ommatidies de la zone
 f = ♂ faible, F = mâle fort, G = o

Nature du ♂	Taille mm.	Largeur oculaire mm.	Largeur des facettes		Nombre des facettes N	Surface de N facettes moyennes en hecto μ^2	Cornéule		Cô Hauteur μ
			Maxima	Moyennes			Epaisseur μ	Volume déca μ^3	
f	3,8	0,705	23,3	21,6	1.180	48	5,0	2	81
f	4,2	0,765	27,5	24,0	1.250	62	5,2	2,7	82
f	5,5	0,837	33,0	27,0	1.150	72	6,2	3,9	82
fG	6,0	1,08	33,5	26,5	1.530	93	6,0	3,9	80
f	6,4	0,92	27,0	25,5	1.215	69	7,5	4,2	83,5
f	7,9	1,01	30,1	26,5	1.525	101	10	6	91
f	9,8	1,15	30,5	25,5	1.550	87	15,5	8,5	104
FG	9,8	1,35	32,0	27,0	2.700	170	21	13,5	97
F	10,9	1,22	32,5	29,5	2.150	162	23,5	18,0	107
f	11,6	1,22	33,5	27,5	2.120	140	18	12	112
F	12,1	1,30	33,5	31,0	1.960	164	22,5	19	110
fG	13,0	1,50	35,0	31,0	2.705	100	21	18	123
F	13,8	1,42	35,5	31,0	2.130	180	25	22	120
FG	14,1	1,52	35,5	31,5	2.640	228	26	22,5	112
FG	14,5	1,65	37,0	33,5	3.140	305	27,5	27	134
f	14,3	1,41	35,0	30,5	2.095	170	26,5	21,5	126
f	16,3	1,47	34,5	31,2	2.545	215	30	25,5	128
FG	16,0	1,49	36,0	29,5	2.895	217	27,5	27	127
F	18,1	1,60	38,5	34,0	2.570	257	33,5	33,5	137
F (G ?)	19,8	1,90	41,0	40,5	3.465	495	34,5	49,5	143

culs de volumes chez *Macropodia rostrata* ♂.

rsale de l'œil. Les moyennes par individu sont seules données ici.
largeur exceptionnellement élevée.

stallin		Rétinule				Rhabdome		Rapport du volume d'un noyau rétinien au volume d'une cellule rétinienne	Volume de N omma- tides moy. hecto μ^3
argeur ax. μ	Volume déca μ^3	Hauteur μ	Diamètre d'une cellule distale	Diamètre basal d'une cellule	Volume total déca μ^3	Diamètre μ	Nombre de stries		
23,5	8,7	85,5	5,1	3,2	10,8	4,9	38	0,093	47
23,5	9	86,5	5,3	3,2	11,4	4,9	39	0,085	61
25,5	10,8	104	4,7	3,2	12,6	5,1	44	0,050	77
24	9,3	105	4,7	3,1	13,4	6,1	49	0,064	97
26	11,6	104	5,3	3,2	13,4	5,3	51	0,069	73
27	13,2	115	5,3	3,0	16,2	5,9	47	0,082	108
29,5	16,6	139	7	3,3	27,8	6,4	46	0,062	124
29	16,4	175	7,7	6,8	72,5	10,1	50	0,036	367
30	19,6	154	6,8	3,2	32,3	7,2	47	0,052	245
30	21,5	142	7,0	3,4	33	8,1	71	0,051	208
32	22,8	150	6,5	6,6	43	5,6	66	0,048	310
33	27,5	158	6,8	3,2	42	10,7	68	0,044	369
33	26,9	158	6,8	3,4	39	9,4	62	0,048	295
35	27,9	159	6,8	6,4	46	10,5	60	0,040	439
39	41,6	215	7,0	6,4	76	9,0	62	0,025	728
32,5	27,1	156	6,6	3,2	28	5,8	58	0,059	276
33	28,2	186	6,8	3,2	37	6,8	58	0,052	391
37,5	33,5	190	6,8	6,4	58	6,6	54	0,035	501
34,5	33,5	184	7,7	6,8	71	8,8	51	0,037	591
34,5	34,6	205	7,9	6,6	83	7,5	53	0,038	1.120

TABLEAU XII. — *Dimensions*

Les numéros correspondent aux points du graphique 20, p. 12
chez des adultes

Numéro (gr. 20)	Groupe systématique	Nom et sexe	Taille L du corps mm.	Nombre moyen N des facettes
1	ORTHOPTÈRES : Phasgonurides	<i>Tylopsis thymifolia</i> ♂ . . .	16,5	2.450
2		<i>Tachycines asynamorus</i> ♀ . .	15,5	660
3		<i>Dolichopoda palpata</i> Azami ♀ .	21,5	480
4	Gryllides	<i>Gryllus domesticus</i> ♀	20,4	2.400
5	Locustides	<i>Schistocerca gregaria</i> ♂ . . .	49,8	9.400
6	HÉMIPTÈRES	<i>Notonecta maculata</i> ♂	14,6	3 625
7	COLÉOPTÈRES : Carabiques	<i>Notiophilus rufipes</i> ♂	5,0	1.200
8		<i>Steropus madidus</i> ♀	16	2.530
9		<i>Laemostenus complanatus</i> ♀ . .	15	2.950
10		<i>L. oblongus</i> ♀	18	2.400
11		<i>Antisphodrus Boldorii</i> ♀ . . .	13,5	440
12		<i>Ceuthosphodrus navarricus</i> ♀ .	17	335
13	Ténébrionides	<i>Trechus angusticollis</i> ♀ . . .	4,0	100
14		<i>Tenebrio molitor</i> ♂	15,5	500
15		<i>Stenosis angustata</i> ♀	7	48
16	HYMÉNOPTÈRES : Formicides	<i>Dichillus minuta</i> ♀	4	32
17		<i>Formicina flava</i> ♀	8	380
18		<i>Id.</i> ♂	3	95
19		<i>Dendrolasius fuliginosa</i> ♂ . .	5	360
20		<i>Bothriomyrmex meridionalis</i> ♂ .	2,3	29
21		<i>Tapinoma nigerrimum</i> ♂ . . .	4	180
22		<i>Myrmecina graminicola</i> ♂ . .	3,7	1.100
23		<i>Id.</i> ♂	3,5	27
24		<i>Solenopsis fugax</i> ♂	2,2	3
25		<i>Cremastogaster Auberti</i> ♂ . .	3,8	145
26		<i>Id.</i> ♂	3,5	760

lares chez 26 Insectes.

Les données représentent la moyenne de quinze ommatidies
de même taille.

$\frac{\sqrt{N}}{L}$	Diamètre d'une facette μ	Hauteur (μ)				Diamètre basal rétinien	Volume de l'ommatidie (déca μ .cubes)
		Cornéule	Cône	Rétinule	Ommatidie		
3	40	44	110	220	374	11,5	280
1,8	55	36	98	226	360	17,5	515
1,0	46	38,5	75	146	255	25	300
2,4	34,5	38	72	218	320	11,5	350
1,9	27,5	56	115	455	650	6,5	225
4,1	34	47	7	70	293	12	165
6,9	21	58	43	146	247	9,5	56
3,1	26,5	54	80	140	274	8,0	90
3,6	34	58	89	173	320	8,5	170
2,7	32	64	67,5	93	224	4,5	100
1,5	26,5	42	58,5	91	191	7,0	60
1,1	28,5	43	71	77	190	7,0	75
2,5	22	12	23	46	81,5	5	20
1,4	80	52	53	92	197	12	540
1,0	47	53	34	83	170	8	190
1,4	27	28,5	28,5	50	78	10,5	30
2,4	15,5	11	18	39	68	2,5	7,5
3,2	18	9,5	12,5	34,5	56,5	4,5	8,5
3,8	14	6	17	47,5	70	3,5	6,5
2,3	19	6,5	10,5	26	43,5	2,5	7,0
3,4	25	16,5	22	42	80	4,5	22,5
9,5	15	8,5	20	44,5	73	4,5	8,0
1,5	25,5	16,5	13,5	35,5	66,5	3,5	18,5
0,78	15,5	9	9	10,5	28,5	9,5	4,0
3,1	26	17,5	20	57	95	3,5	27,5
7,9	20	17	22	57	96	2,5	17

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (E. J.) et SEXTON (E. W.). — 1917. — The loss of the eye pigment in *Gammarus Chevreuxi* A Mendelian study (*Journ. Mar. Brit. Assoc.*, t. 11, pp. 274-350).
- AST (V.). — 1913. — Über den femieren Bau der Facettenaugen der Neuropteren (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 41, p. 411).
- BABIC (K.). — 1922. — Über die drei Atyiden aus Jugoslavien (*Glasn. der Kroat. Naturwis. Ges.*, t. 34, f. 3, pp. 1-8).
- BAUER (K.). — 1904. — Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 20, pp. 123-152).
- BEDAU (K.). — 1911. — Das Facettenaugen der Wasserwanzen (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, t. 97, pp. 417-456).
- BELEHRADEK (J.) et HUXLEY (J. S.). — 1930. — The rate of eye-growth and its variation in *Gammarus Chevreuxi* (*Jour. of exp. Biol.*, t. 7, p. 37).
- BENNITT (R.) et MERRICK (A. D.). — 1932. — Migration of the proximal retinal pigment in the Crayfish in relation to oxygen deficiency (*Biol. Bull.*, t. 62, pp. 168-177).
- BERNARD (F.). — 1932. — Comparaison de l'œil normal et de l'œil régressé chez quelques Carabiques (*Bull. Biol. Fr. et B.*, t. 66, pp. 112-147).
- BERNARD (F.). — 1933. — Croissance de l'œil composé et des ommatidies chez *Notonecta maculata* (*C. R. Soc. de biol.*, t. 117, p. 781, 1933).
- BERNARD (F.). — 1935. — Croissance des yeux chez les mâles de *Galathea squamifera* (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 60, pp. 59-68).
- BERNARD (F.). — 1936. — Changements de taille au cours de la croissance larvaire chez *Notonecta maculata* (*Livre jubilaire du Prof. E. L. Bouvier*, pp. 121-126).
- BERNHARDS (H.). — 1916. — Der Bau des Komplexauges von *Astacus fluviatilis* (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, t. 116, pp. 648-707).
- BODENHEIMER (F. S.). — 1930. — Studien zur Epidemiologie, ökologie und Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke, *Schistocerca gregaria*. Berlin, Paul Parey.
- BUGNION et POPOFF. — 1914. — Les yeux des Insectes nocturnes (*Arch. d'anat. micr.*, t. 16, pp. 261-304).
- CÆSAR (Julius). — 1913. — Die Stirnagen der Ameisen (*Zool. Jahrb. Anat.*, t. 35, pp. 161-240).
- CAPPE de BAILLON (P.). — 1920. — Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens (*La Cellule*, t. 32, f. 1).
- CHEVAIS (S.). — 1937. — Sur la structure des yeux implantés de *Drosophila melanogaster* (*Arch. d'anat. micr.*, t. 33, pp. 107-112).
- CHOPARD (L.). — 1932. — Un cas de microphthalmie liée à l'atrophie des ailes chez une Blatte cavernicole (*Soc. entom. Fr., livre du Centenaire*, pp. 485-496, 1932).

- CHUN (C.). — 1896. — Über pelagische Tiefsee Schizopoden (*Bibliotheca zoologica*, t. 7, pp. 137-262).
- CLAUS (C.). — 1886. — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* (*Arbeit. dem Zool. Inst. der Univ. Wien.*, t. 6, f. 3, pp. 1-104).
- CLARK (Léonard B.). — 1935. — The visual acuity of the Findler-Grab, *Uca pugnax* (*Journ. gen. Physiol.*, t. 19, pp. 311-319).
- CONGDON (E. D.). — 1907. — The effect of temperature on the migration of retinal pigment in Decapod Crustaceans (*Jour. exp. Zool.*, t. 4, p. 539).
- CONSTANTINEANU (M.). — 1930. — Sehorgane bei dem in Süßwasser lebenden Dipterenlarven (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 52, pp. 253-341).
- CORNELI (W.). — 1924. — Von dem Aufbau des Sehorgans der Blattwespenlarven und der Entwicklung des Netzauges (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 46, p. 577).
- DEMOLL (O.). — 1910. — Die Physiologie des Facetten-Auges (*Ergebn. und Fortsch. der Zool.*, t. 2, p. 431).
- DEMOLL (O.). — 1911. — Über die Wanderung des Irispigments in Facettenauge (*Zool. Jahrb., Physiol.*, t. 30, p. 169).
- DEMOLL (O.). — 1917. — Die Sinnesorgane der Arthropoden. Berlin.
- DERRICK (G. E.). — 1928. — The developpment of the eye and optic tract in *Drosophila melanogaster* and its « eyeless » mutant (*Bull. Univ. Oklahoma*, t. 8, pp. 100-105).
- DIETRICH (K.). — 1909. — Die facettenaugen der Dipteren (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 92, p. 465).
- DOBCKIEWICZ (E. von). — 1912. — Über die Augen der Tiefsee Galatheiden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 99, pp. 688-716).
- DOFLEIN (F.). — 1903. — Die Augen der Tiefsee Kraben (*Biol. Centralblatt*, t. 23).
- DOFLEIN (F.). — 1904. — Brachyura (*Ergebn. der deutsch. Tiefsee Exped. (Valdivia)*, t. 6, pp. 1-315, 52 pl.).
- DOHRN (R.). — 1908. — Über die Augen einiger Tiefsee Macruren. *Diss. Marburg*, 1908).
- EGGERT (B.). — 1927. — Beitrag zur Rückbildung der Augen bei der Isopoden Familie *Cymothoa* (*Zool. Anz.*, t. 73, pp. 33-41).
- EPHRUSSI (B.) et BEADLE (G. W.). — 1936. — A technique of transplantation for *Drosophila* (*Amer. Natur.*, t. 70, pp. 218-225).
- EXNER (S.). — 1875. — Über das Sehen von Bewegungen un die Theorie des zusammengesetzten Auges (*Wiener Sitzungsber., Math. naturwiss. Kl.*, t. 72, 1875).
- EXNER (S.). — 1891. — Die Physiologie der Facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien. Fr. Deuticke.
- FAGE (L.) et MONOD (Th.). — 1936. — La faune marine du Jameo de Agua, lac souterrain de l'île Lanzarote (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. 78, pp. 98-113).
- FAGE (L.). — 1937. — *Troglocaris Schmidtii* inermis, subsp. nov., Crustacé Décapode aveugle des eaux souterraines françaises (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. 78, pp. 215-230).
- FRIEDRICHS (H. F.). — 1931. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane der Cicindeliden (*Zeit. f. Morph. und Ökol. der Tiere*, t. 21).
- GEYER (K.). — 1912. — Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren (*Zool. Anz.*, t. 39, pp. 375-386).
- GRENACHER (H.). — 1879. — Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen, Vandenhæck et Ruprecht.

- GUNTHER (K.). — 1912. — Die Sehorgane der Larve und der Imago von *Dytiscus marginalis* (Zeit. f. Wiss. Zool., t. 100, pp. 60-115).
- HAHN (J.). — 1924. — Les yeux composés des Muscides (Publ. Fac. des Sc. de l'Univ. Charles, Prague, t. 22).
- HANSTRÖM (B.). — 1927. — Über die Frage, ob funktionell verschiedene zapfen- und stabchenartige Sehzellen im komplexauge der Arthropoden vorkommen (Zeit. f. vergl. Physiol., t. 6, pp. 566-597).
- HANSTRÖM (B.). — 1931. — Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. I. (Zeit. f. Morph. und Ökol. der Tiere, t. 23, pp. 80-236).
- HANSTRÖM (B.). — 1932. — Neue Untersuchungen... II. (Zool. Jahrb., Anat., t. 56, pp. 387-520).
- HARMS (W.). — 1921. — Das rudimentäre Sehorgan eines Hölendekapoden *Munidopsis polymorpha* (Zool. Anz., t. 3, pp. 101-115).
- HERBST (C.). — 1916. — Über die Regeneration von antennähnlichen Organen an Stelle von Augen. VIII. (Arch. f. Entw. Mech., t. 42, pp. 407-489).
- HERRICK (F. H.). — 1889. — The Development of the Compound Eye of *Alpheus* (Zool. Anz., t. 12, pp. 164-165).
- HERSH (A. H.). — 1928. — Organic correlation and its modification in the bar series of *Drosophila* (Journ. of. exp. Zool., t. 50, p. 239).
- HERSH (A. H.). — 1933. — The time curve of facet-determination in Ultra-bar females of *Drosophila* (Amer. Natur., t. 67, p. 78).
- HERTWECK (O.). — 1931. — Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila* (Zeit. f. Wiss. Zool., t. 139, pp. 559-664).
- HESSE (R.). — 1901. — Untersuchungen der Lichtempfindung bei niedereren Tieren. VII : von den Arthropoden Augen (Zeit. f. Wiss. Zool., t. 70, pp. 347-473).
- HICKSON (S. J.). — 1885. — The eye and optic tract of Insects (Quart. Jour. of micr. Science, t. 25, p. 219).
- HUXLEY (J. S.). — 1931. — Problems of relative growth. Londres, Methuen.
- HUXLEY (J. S.) et TEISSIER (G.). — 1936. — Terminologie de la croissance relative (C. R. Soc. de biol., t. 121, p. 934).
- INGRAND (M.). — 1937. — Morphologie des pinces et caractères sexuels secondaires de *Munida bamffica* (Trav. Stat. biol. de Roscoff, pp. 1-34).
- JANDA (V.). — 1913. — Fühlerähnliche Heteromorphosen an Stelle von Augen bei *Stylopyga orientalis* und *Tenebrio molitor* (Arch. f. Entw. Mech., t. 36, pp. 1-4).
- JEANNEL (R.). — 1911. — Révision des Bathysciinæ (Arch. Zool., exp. et gén., V, t. 7, p. 58).
- JEANNEL (R.). — 1926 a. — Monographie des Trechinæ (L'Abeille, t. 32).
- JEANNEL (R.). — 1926 b. — Faune cavernicole de la France (Paris, Lechevalier).
- JOHANNSEN (H.). — 1893. — Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* (Zool. Jahrb., Anat., t. 6, pp. 444-480).
- JOHANNSEN (O. A.). — 1924. — Eye structure in normal and eye-mutant *Drosophila* (Journ. of Morph., t. 39, pp. 337-346).
- JOHNAS (W.). — 1911. — Das facetten Auge der Lepidopteren (Zeit. f. wiss. Zool., t. 97, pp. 218-261).
- JÖRSCHKE (H.). — 1914. — Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten (Zeit. f. wiss. Zool., t. 111, pp. 154-288).
- KENYON (F. C.). — 1897. — The optic lobes of the Bee brain in the light of recent neurological methods (The American Naturalist, t. 5, p. 31).

- KINGSLEY (J. S.). — 1887. — The Development of the compound Eye of *Cran-gon* (*Journ. of Morph.*, t. 1, pp. 49-66).
- KIRCHHOFFER (O.). — 1908. — Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer (*Arch. f. Biontologie*, t. 2, p. 1).
- KIRCHHOFFER (O.). — 1910. — Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus*. I. Teil : Entw. des Komplexauges (*Arch. f. Naturgesch.*, t. 76, Heft 2, pp. 1-27).
- KLEINHOLZ (L. H.). — 1936. — Crustacean eye-stalk hormone and retinal pigment migration (*Biol. Bull.*, t. 70, pp. 159-184).
- KRAFFKA (J.). — 1924. — Development of the Compound Eye of *Drosophila melanogaster* and its bar-eyed mutants (*Biol. Bull.*, t. 47, pp. 143-148).
- KRIZENECKY (J.). — 1913. — Über Restitutionserscheinungen an Stelle von Augen bei *Tenebrio* larven (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. 37).
- KÜHN (O.). — 1926. — Die Facettenaugen der Landwanzen und Zikaden (*Zeit. f. Morph. und Ökol. der Tiere*, t. 5, pp. 489-558).
- LEDER (H.). — 1914. — Bemerkungen über den feineren Bau des Ersten optischen Ganglions bei den Crustaceen (*Zool. Anz.*, t. 44, pp. 464-471).
- LEINEMANN (K.). — 1904. — Über die Zahl der Facetten in den Zusammengesetzten Augen der Coleopteren (*Inaug. Diss. Univ. Münster*, in W. Hildesheim).
- LESPÈS (Ch.). — 1868. — Recherches anatomiques sur quelques Coléoptères aveugles (*Ann. Sc. nat., Zool.*, série 5, t. 9, pp. 63-71).
- LUDTKE (H.). — 1935. — Die Funktion waagerecht liegender Augenteile des Rückenschwimmers und ihr ganzheitliches Verhalten nach Teilackierung (*Zeit. f. Vergl. Physiol.*, t. 22, pp. 67-118).
- MAWAS (R.). — 1918. — Sur l'emploi du Brome dans la dépigmentation des coupes histologiques (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 71, p. 767).
- MERKER (E.). — 1929. — Die Pigmentverschiebung im Netzauge der Insekten unter dem Einfluss von Ultraviolett Licht (*Zool. Jahrb., Physiol.*, t. 46, pp. 297-374).
- MOROFF (Th.). — 1912. — Entwicklung des Facettenauges bei Crustaceen (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 34, pp. 473-553).
- NOTTHAFT (J.). — 1880. — Über die Gesichtswahrnehmungen vermittelt der Facettenauges (*Abh. Senckenberg Naturforsch. Ges.*, t. 12).
- NOWIKOFF (M.). — 1905. — Über die Augen der Branchiopoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 79, p. 432).
- NOWIKOFF (M.). — 1931. — Untersuchungen über die Complexaugen von Lepidopteren, nebst einige Bemerkungen über die Rhabdome der Arthropoden im allgemein (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 138, pp. 1-67).
- PACKARD (A. S.). — 1888. — The Cave Fauna of north America (*Mem. of the nat. Acad. of Sc.*, Washington, t. 4).
- PARKER (G. H.). — 1890. — The histology and development of the Eye in the Lobster (*Bull. Mus. of Comp. Zool., Harvard College*, t. 20, pp. 1-60).
- PARKER (G. H.). — 1891 a. — The compound eyes in Crustaceans (*Ibid.*, t. 21, pp. 45-140).
- PARKER (G. H.). — 1891 b. — The eye in blind crayfishes (*Ibid.*, t. 20, p. 153).
- PARKER (G. H.). — 1897. — The retina and optic ganglia in Decapods, especially in *Astacus* (*Mitt. Zool. St. Z. Neapel*, t. 12, pp. 1-73).
- PARKER (G. H.). — 1932. — The movements of the retinal pigment (*Ergebn. der Biol.*, t. 9, pp. 239-291).
- PATTEN (W.). — 1887. — Studies on the eyes of Arthropods. I. Development of the eyes of *Vespa* (*Journ. of Morph.*, t. 1, p. 193).

- PÉREZ (Ch.). — 1902. — Contribution à l'étude des métamorphoses (*Bull. Scient. Fr. et B.*, t. 37, pp. 195-247).
- PÉREZ (Ch.). — 1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Arch. Zool. exp. et gén.*, 5, t. 4, pp. 1-274).
- PÉREZ (Ch.). — 1927 a. — Caractères sexuels de l'abdomen chez les Galathéidés (*Bull. Biol. Fr. et B.*, t. 61, p. 264).
- PÉREZ (Ch.). — 1927 b. — Evolution postlarvaire des Pléopodes chez les Galathées (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 184, p. 703).
- PÉREZ (Ch.). — 1927 c. — Caractère sexuels chez un Crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata* L.) (*Ibid.*, t. 188, p. 94).
- PÉREZ (Ch.). — 1936. — Sur la terminologie de la croissance relative (*C. R. Soc. de biol.*, t. 123, p. 1058).
- PERKINS (Earle B.) et KROPP (B.). — 1932. — The Crustacean eye hormone as a Vertebrate melanophore activator (*Biol. Bull.*, t. 63, 1932, pp. 108-112).
- PHILIPPS (F. F.). — 1905. — Structure and development of the compound eye of the Honey-Bee (*Proc. Acad. of Natural Sc., Philadelphia*, t. 57).
- PICARD (F.). — 1923. — Recherches biologiques et anatomiques sur *Melittobia acasta* (*Bull. Sc. Fr. et B.*, 6, t. 57; p. 490).
- PLAGGE (E.). — 1936. — Transplantation von Augenimaginalscheiben zwischen der schwarz Rasse von *Ephesia* (*Biol. Zbl.*, t. 56, p. 406-409).
- POISSON (R.). — 1924. — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques (*Bull. biol. Fr. et B.*, t. 58, pp. 49-303).
- PORTILLO (J. del). — 1936. — Beziehungen zwischen den Oeffnungswinkel der Ommatidien, Krümmung und Gestalt der Insektenaugen, und ihren funktionellen Aufgabe (*Zeit. f. vergl. Physiol.*, t. 23, p. 145).
- PRZIBRAM (H.). — 1930. — Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata*. IV. Zunahme der Facetten grösse und Anzahl (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. 122, p. 280-299).
- RAMON Y CAJAL (S.). — 1910. — La retina de los muscicos (*Bol. de la R. Soc. Esp. de Historia natural*, 1910).
- RAMON Y CAJAL et SANCHEZ Y SANCHEZ (D.). — 1915. — Contribucion al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. I. — Retina y centros opticos (*Trab. del Lab. de Invest. biol. de la Univ. de Madrid*, t. 13, pp. 1-164).
- REDIKORZEW (W.). — 1900. — Untersuchungen über den bau der Ocellen der Insekten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 68, pp. 581-624).
- REDIKORZEW (W.). — 1907. — Das Auge von *Embia taurica* (*Rev. russe d'Entom.*, t. 7).
- REICHENBACH (H.). — 1886. — Studien zur Entwicklungsgesichte des Flus-skrebses (*Abhandl. Senckenb. Natur Ges.*, t. 14, pp. 1-137).
- RICHARDS (M. H.) et FURROW (E.). — 1925. — The eye and optic tract in normal and « Eyeless » *Drosophila* (*Biol. Bull.*, t. 48, pp. 243-253).
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — 1925. — La réfraction des petits yeux chez les animaux et l'utilisation des images rétiniennees défectueuses (*Bull. Soc. fr. d'ophtalmologie*, 1925, pp. 1-6).
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — 1928. — L'œil de la Taupe et les problèmes qu'il soulève (*Ann. d'oculistique*, t. 165, pp. 801-849).
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — 1934. — Les yeux des Musaraignes. Les yeux de la Chouette chevêche (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 69, pp. 218-226).
- ROSEN (K. von). — 1913. — Studien am Sehorgan der Termiten, nebst Beiträgen zur kenntnis des Gehirns derselben (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 35, pp. 625-664).
- SANCHEZ Y SANCHEZ (D.). — 1920. — Sobre el desarrollo de los elementos ner-

- viosos en la retina del *Pieris brassicae* (*Ibid.*, t. 17, pp. 1-63, et t. 18, pp. 117-180).
- SANCHEZ Y SANCHEZ (D.). — 1923. — L'Histolyse dans les centres nerveux des Insectes (*Trav. lab. rech. biol. de l'Univ. de Madrid*, t. 21, p. 385).
- SANTSCHI (F.). — 1920. — Les Fourmis du genre *Bothriomyrmex*. Systématique et mœurs (*Rev. Zool. africaine*, t. 6, pp. 202-224).
- SANTSCHI (F.). — 1923. — L'orientation sidérale chez les Fourmis (*Mém. Soc. Vaudoise des Sc. nat.*, pp. 137-176).
- SCHATZ (E.). — 1929. — Bau und Entwicklung des Auges von *Gammarus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 135, pp. 539-573).
- SCHEURING (L.). — 1923. — Die Augen von *Gebia* und *Callianassa* (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 44, pp. 389-438).
- SCHIMMER (F.). — 1909. — Beitrag zur einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* Latr. (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, t. 93, p. 409).
- SICHERER (O. von). — 1908. — Die entwicklung des Arthropodenauges (*Sitzungsber der Ges. f. Morph. und Physiol.*, München).
- STAMMER (H. J.). — 1936. — Ein neuer Höhlenschizopode, *Troglomysis vjetrenicensis*, zugleich eine Zusammenstellung der blinden Schizopoden (*Zool. Jahrb., Systematik*, t. 68, pp. 53-104).
- STEELE (Mary I.). — 1907. — Regeneration in compound eyes of Crustacea (*Jour. of. exp. Zool.*, t. 5, pp. 163-224).
- STRAUSS (E.). — 1909. — Das Gammaridenauge (*Wiss. Ergebn. der Deutsch. Tiefsee Exped. (Valdivia)*, t. 20, pp. 1-82).
- SZTERN (H.). — 1914. — Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* (*Arch f. Entw. Mech.*, t. 40, p. 430).
- TEISSIER (G.). — 1926. — Sur la biométrie de l'œil à facettes des Insectes (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 51, pp. 501-502).
- TEISSIER (G.). — 1931. — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes (*Trav. St. biol. Roscoff*, t. 9, pp. 30-239).
- TEISSIER (G.). — 1933. — Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* (*Bull. biol. Fr. et B.*, t. 67, pp. 401-443).
- UMBACH (W.). — 1934. — Entwicklung und Bau des Komplexauges der Mehlmotte *Ephestia Künniella* (*Zeit. f. Morph. und ökol. der Tiere*, t. 28, pp. 561-594).
- UVAROV (B. P.). — 1928. — Locusts and grasshoppers. A handbook for their study and control (*Imper. Bureau of. Entom.*, London, 1928).
- VIALLANES (M.). — 1882. — Recherches sur l'histologie des Insectes (*Ann. Sc. nat., Zool.*, t. 14, pp. 2-348).
- VIALLANES (M.). — 1892. — Recherches anatomiques et physiologiques, sur l'œil composé des Arthropodes (*Ibid.*, t. 13, pp. 349-384).
- VIGIER (P.). — 1904. — Sur la présence d'un appareil d'accommodation dans les yeux composés d'Insectes (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 138, p. 775).
- VIGIER (P.). — 1907 a. — Sur les terminaisons photoréceptrices dans les yeux composés des Muscides (*Ibid.*, t. 145, p. 532).
- VIGIER (P.). — 1907 b. — Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux d'Insectes (*Ibid.*, t. 145, p. 633).
- WATASE (S.). — 1890. — On the morphology of the compound eyes of Arthropods (*John Hopkins Univ., publ. of the biol. lab.*, t. 4, fasc. 6).
- WELSH (J. H.). — 1930. — Diurnal rythm of the distal pigment cells on the eye of certain Crustaceans (*Proceed. Nation. Acad. of Sc., U. S. A.*, t. 16, p. 386).

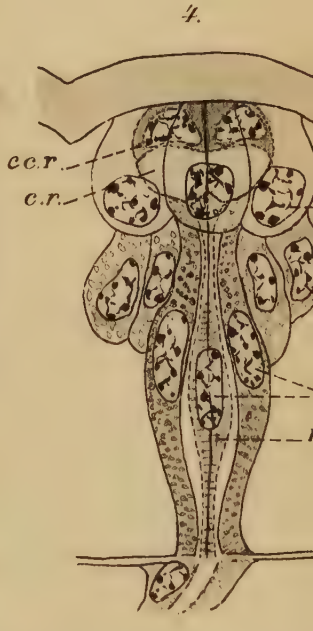
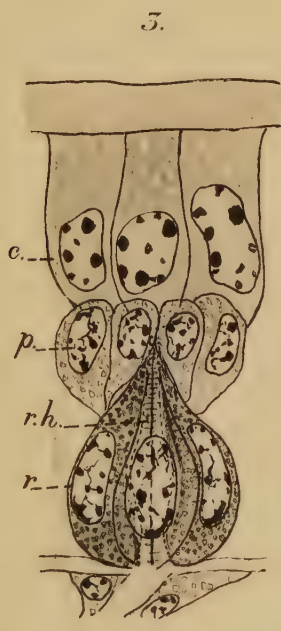
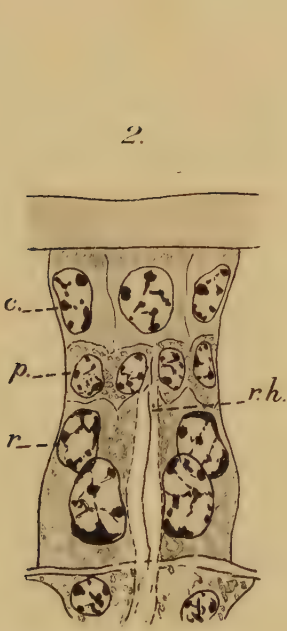
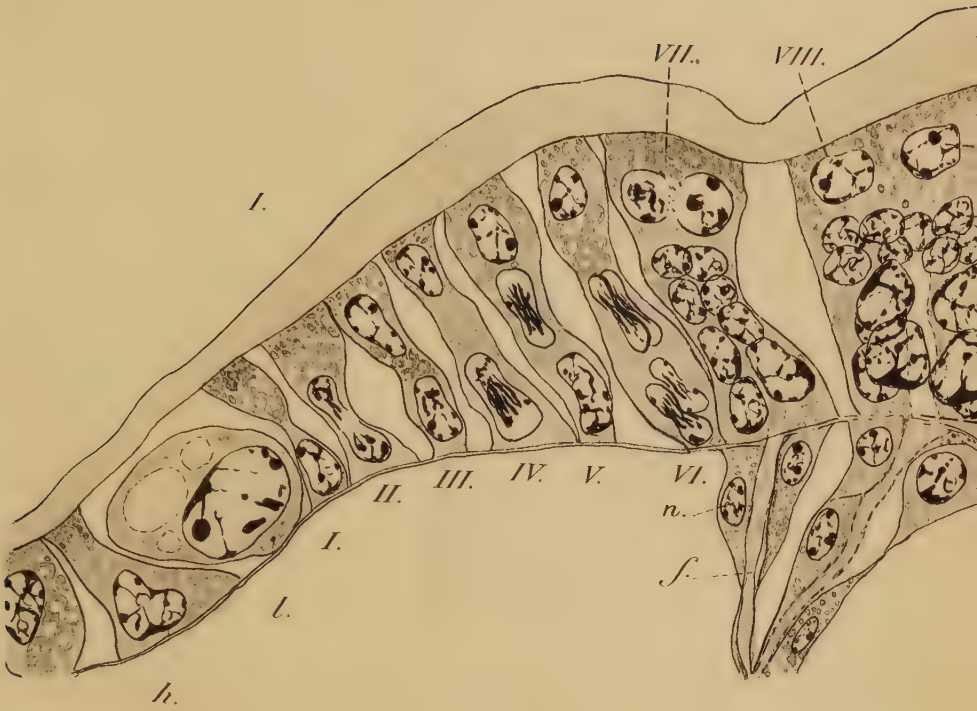
- WELSH (J. H.). — 1932. — The nature and movement of the reflecting pigment in the eyes of Crustaceans (*Journ. of exp. Zool.*, t. 62, pp. 173-183).
- WELSH (J. H.) et CHACE (F. A.). — 1937. — Eyes of deep-sea Crustaceans. I. *Acanthephyridæ* (*Biol. Bull.*, t. 72, pp. 57-73).
- WERRINGLOER (A.). — 1932. — Die Sehorgane und Sehzentren der Dorylinen, nebst Untersuchungen über die Facettenaugen der Formiciden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, t. 141, pp. 432-534).
- WOLSKY (A.). — 1928. — Beiträge zur Kenntniss der Isopoden augen (*Inaug. Dissert.*, Budapest).
- WOLSKY (A.) et HUXLEY (J. S.). — 1934. — The structure and development of normal and mutant eyes in *Gammarus Chevreuxi* (*Proceed. Roy. Soc. London*, t. 114, pp. 364-392).
- WOLSKY (A.) et HUXLEY (J. S.). — 1936 a. — The structure of the non-faceted region in the Bar-eye mutants of *Drosophila*, and its bearing on the analysis of genic action (*Ibid.*, pp. 485-489).
- WOLSKY (A.) et HUXLEY (J. S.). — 1936 b. — Zur Frage der Entwicklungsphysiologischen Determination des Arthropodenauges (*Biol. Zentralbl.*, t. 56, pp. 571-572).
- ZAVREL (J.). — 1902. — Untersuchungen über die Entwicklung der Stirn- augen (Stemmata) von *Vespa* (*Sitzungsbericht K. böhm. Gesellsch., Wiss. naturw. cl.*, 1902).
- ZAVREL (J.). — 1907. — Die Augen der Dipteren-larven und Puppen (*Zool. Anz.*, t. 31, pp. 247-255).
- ZIMMER (C.). — 1898. — Die Facettenaugen der Ephemeriden (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, t. 63).
- ZIMMERMANN (K.). — 1913. — Über die Facettenaugen der Libelluliden, Phas- miden und Mantiden (*Zool. Jahrb., Anat.*, t. 37, p. 225).

PLANCHE I

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Développement de l'œil composé chez la nymphe de *Formicina flava* (ouvrière). Toutes les figures sont dessinées à la chambre claire, d'après des préparations légèrement dépigmentées de têtes nymphales. Fig. 1 à 4, $\times 2.400$, fig. 5 à 8, $\times 1.600$. La fig. 1 représente tout le contenu des ommatidies, les fig. 2, 3 et 4 un seul côté de ces éléments, et les fig. 5 à 8 des coupes sagittales.

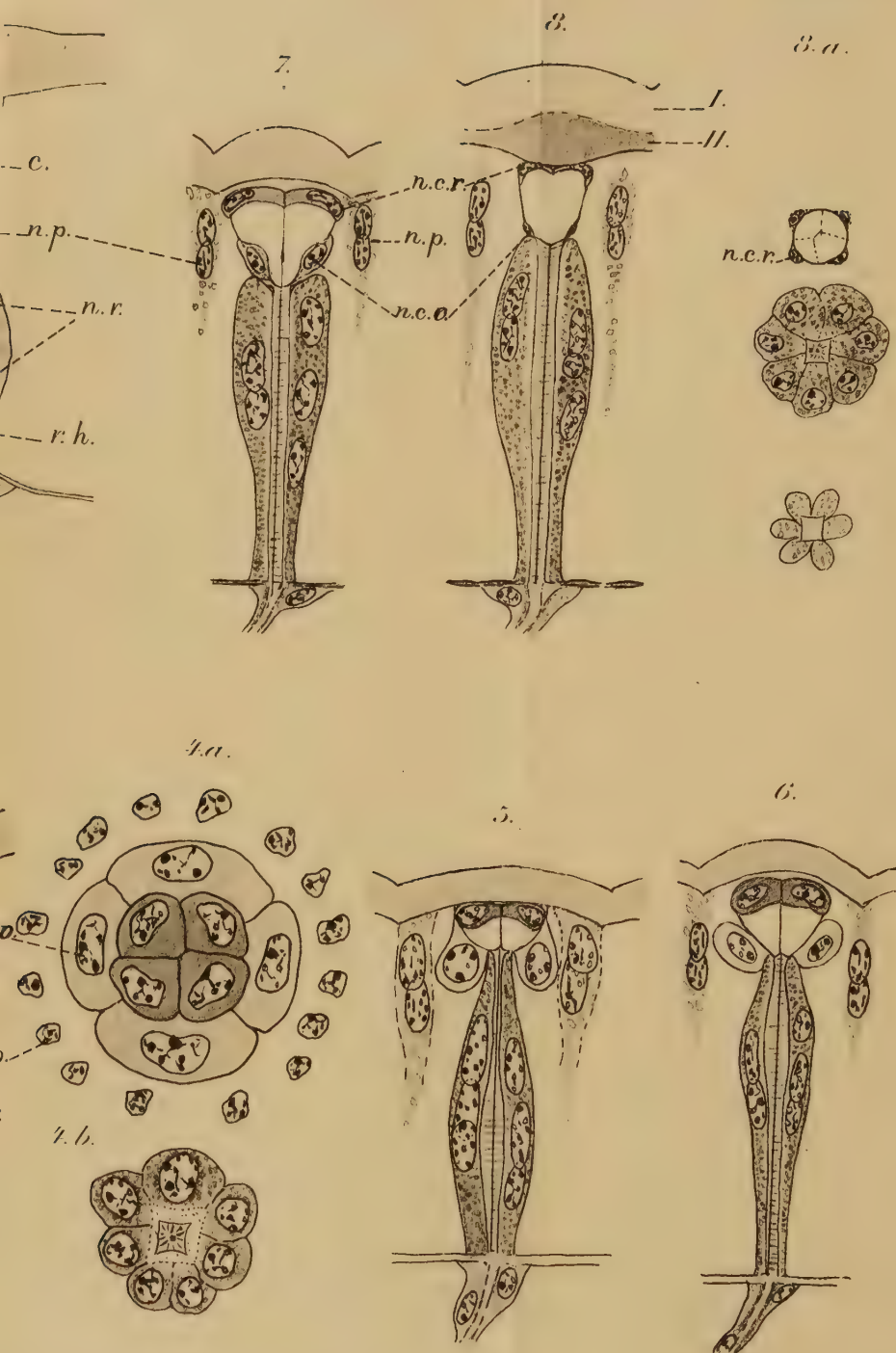
1. — Bord dorsal du disque imaginal de l'œil, chez une très jeune nymphe à yeux incolores. *h*, cellule hypodermique banale ; *l*, cellule larvaire en voie d'élimination ; *I*, initiale d'une ommatidie ; *II*, première division nucléaire ; *III*, le noyau supérieur représente le début des éléments réfringents, le noyau inférieur le début des cellules pigmentées ; *IV*, division du noyau inférieur ; *V*, tandis que le noyau supérieur reste au repos, le noyau médian se divise déjà, et le noyau inférieur est le premier élément de la rétinule ; *VI*, deuxième division des noyaux médians (pigmentaires) et première division du noyau rétinien ; *VII*, première division du noyau supérieur. Il y a quatre noyaux rétiniens et quatre noyaux pigmentaires. L'ommatidie embryonnaire se rattache aux ganglions optiques déjà formés par une fibrille nerveuse *f*, entourée de cellules basales *n* ; *VIII*, le rhabdome commence à se différencier sous forme d'un axe transparent médian, *rh*. Il y a deux noyaux supérieurs *c*, huit noyaux pigmentaires *np*, et sept noyaux rétiniens *nr*.
2. — Suite immédiate du stade *VIII*. Il y a quatre noyaux supérieurs *c*. Les limites cellulaires commencent à apparaître.
3. — Ommatidie médiane d'une très jeune nymphe à yeux légèrement pigmentés en gris. Ce pigment est celui des cellules rétiniennes *r*. Les stries du rhabdome, *rh*, sont visibles.
4. — Ommatidie médiane d'une jeune nymphe à corps blanc et à yeux bruns (pigment rétinien). La cornéule commence à s'incurver en facettes distinctes. Les cellules réfringentes supérieures se sont divisées en quatre cellules cornéennes (*co*) et quatre cellules cristalliniennes (*ccr*). Il y a un rudiment de cône cristallin (*cr*).
En 4 *a*, coupe transversale épaisse du haut de l'ommatidie, montrant à la fois les cellules réfringentes et les seize noyaux pigmentaires *np*. En 4 *b*, coupe transversale moyenne de la rétinule, montrant nettement la zone neuro-fibrillaire claire autour du rhabdome.
5. — Ommatidie d'une nymphe à corps blanc et abdomen jaune. Les cellules cristalliniennes et pigmentaires (celles-ci à peine teintées en brun), se sont détachées du reste de l'ommatidie et prennent leur place définitive.
6. — Ommatidie d'une nymphe à corps entièrement jaune et œil noir (pigment supérieur achevé).
7. — Ommatidie d'une nymphe prête à éclore.
8. — Ommatidie d'une ouvrière adulte, figurée d'après une coupe histologique (voir pl. II, fig. 8, les proportions naturelles). Diffère de la fig. 7 par la présence d'une couche acidophile (*II*) au-dessous de la pellicule éosinophile cornéenne (*I*), et par l'atrophie des cellules cornéennes et cristalliniennes.
En 8 *a*, coupes transversales, disposées aux niveaux des zones correspondantes.



F. Bernard, del.

Développement de l'œil composé chez

Planche I



EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Ommatidies de Fourmis. Echelle uniforme : $\times 1.600$. Toutes les figures représentent des coupes dépigmentées. Les proportions des cellules sont établies d'après l'œil frais dilacéré. Pour les lettres conventionnelles, voir pl. IV.

1. — Coupe de l'œil chez une petite ouvrière de *Solenopsis fugax* (œil à trois facettes, coupé suivant deux d'entre elles). En s, poil sensoriel avec sa cellule basale. En 1 a, coupe transversale de la rétine (6 cellules principales, 1 accessoire).
 2. — Coupe du bord de l'œil chez une nymphe blanche à yeux bruns de *Myrmecina graminicola* ♀. cs, cellules réfringentes, au nombre de quatre par ommatidie.
 3. — Ommatidie d'un mâle adulte de *Myrmecina graminicola*. En 3 a, coupe transversale du cristallin, des cellules cristalliniennes et des cellules pigmentaires supérieures.
 4. — Ommatidie d'une nymphe jaune à yeux bruns chez une ouvrière de la même espèce. Stade comparable à la fig. 4 de la pl. I, sauf le moins grand développement des cellules cristalliniennes (ccr) et la présence précoce de deux couches cornéennes distinctes.
 5. — Ommatidie d'une ouvrière adulte de la même espèce.
 6. — Ommatidie de *Dendrolasius fuliginosus*, ouvrière. En 6 a, coupes transversales.
 7. — Ommatidie de *Formicina flava* ♀. ac, prolongement du cristallin, représentant sans doute le reste des cellules cristalliniennes. 7 a, coupe transversale de la rétine.
 8. — Ommatidie d'une ouvrière de la même espèce. 8 a, coupe transversale de la rétine.
 9. — Ommatidie d'une ouvrière de *Bothriomyrmex meridionalis* (à comparer avec celle de *Tapinoma nigerrimum*, figurée à une échelle voisine, p. 115).
-

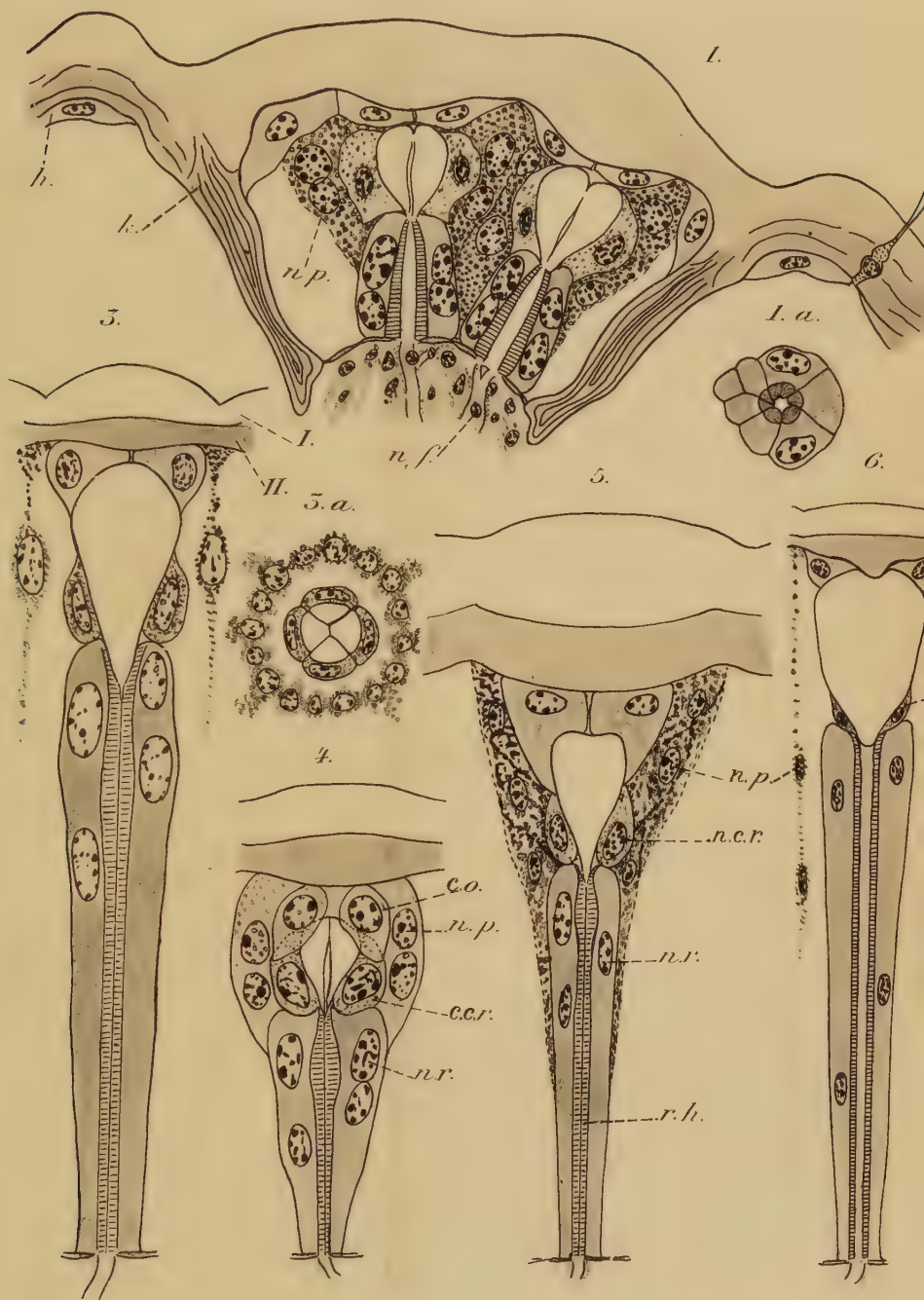




PLANCHE III

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Fig. 1 à 3. — Ommatidies dépigmentées d'Orthoptères Phasgonurides, $\times 500$.

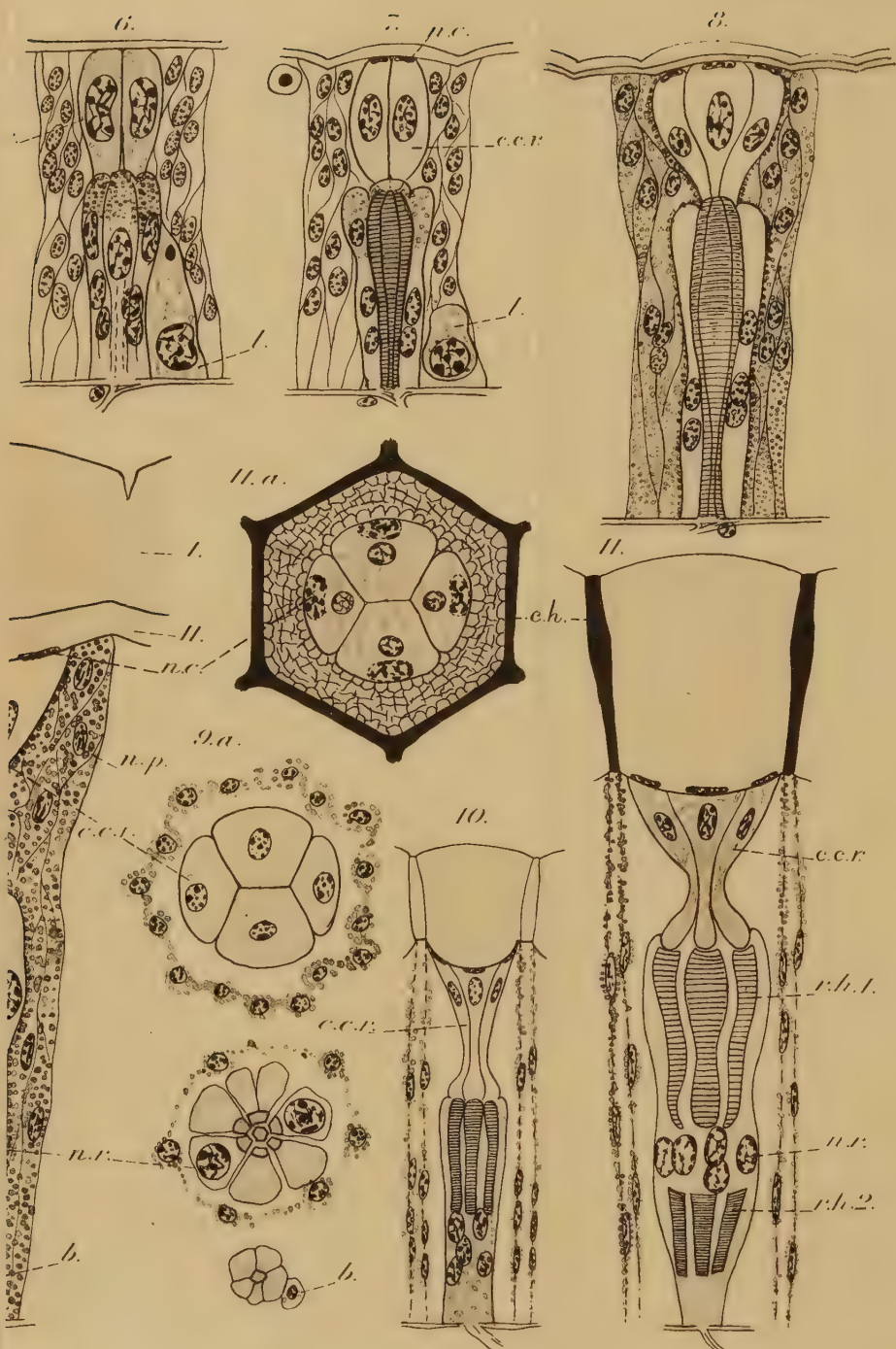
Fig. 4 à 8. — Développement de l'œil chez *Tenebrio molitor*, $\times 660$.

Fig. 9 à 11. — Ommatidies de Ténébrionides adultes, $\times 660$.

Les figures 4 à 8 représentent directement les coupes histologiques. Les dimensions des autres figures sont établies d'après l'œil frais dilacéré.

Pour les lettres conventionnelles, voir pl. IV.

1. — Ommatidie médiane d'un *Tylopsis thymifolia* mâle de 16,5 mm. de long. *pa*, cellule pigmentaire accessoire. En 1 *a*, coupes transversales au niveau des parties correspondantes de 1.
 2. — Ommatidie médiane d'un *Tachycines asynamorus* ♀ de 16 mm. de long. En 2 *a*, coupe transversale de la rétine, montrant l'étagement et l'alternance des cellules.
 3. — Ommatidie médiane d'un *Dolichopoda palpata Azami* ♂ de 20 mm. de long. *b*, cellule basale. En 3 *a*, coupe transversale de la rétine.
 4. — Ommatidie d'une très jeune nymphe de *Tenebrio molitor*, à yeux invisibles. *cn* = cuticule et chitine nymphales; *cs* = cellules réfringentes initiales (au nombre de quatre).
 5. — Nymphe plus âgée, à corps blanc et yeux gris (début du pigment rétinien *pr*). La cornée propre de l'adulte *c* commence à se former.
 6. — Nymphe à corps jaune et yeux bruns, *l* = cellule en régression de l'hypoderme larvaire. Les noyaux des cellules réfringentes sont volumineux.
 7. — Nymphe à corps jaune orangé et yeux bruns. Les cellules réfringentes se sont divisées en cellules cristalliniennes ou de Semper (*ccr*) et cellules cornéennes (*nc*). La cornée s'incurve en facettes.
 8. — Nymphe rougeâtre à yeux noirs (apparition des mélanines dans les cellules pigmentaires latérales).
 9. — Ommatidie médiane d'un *Tenebrio* adulte immature. En 9 *a*, coupes transversales. *b* = cellule basale.
 10. — Ommatidie dorsale d'un *Dichillus minuta* adulte. Les facettes sont séparées par de la chitine transparente, et les cellules de Semper (*ccr*) ont la transparence normale. Le rhabdome est limité à la zone distale.
 11. — Ommatidie dorsale d'un *Stenosis angustata* adulte. Les facettes sont séparées par de la chitine noire (*ch*), et les cellules de Semper (*ccr*) ne sont pas entièrement transparentes. Remarquer la division du rhabdome en deux zones séparées par les noyaux rétinien. La zone *rh2* est beaucoup plus éosinophile que la zone supérieure *rh1*.
- En 11 *a*, cornéule vue par sa face inférieure, montrant les quatre noyaux cornéens *nc* et les quatre noyaux de Semper.



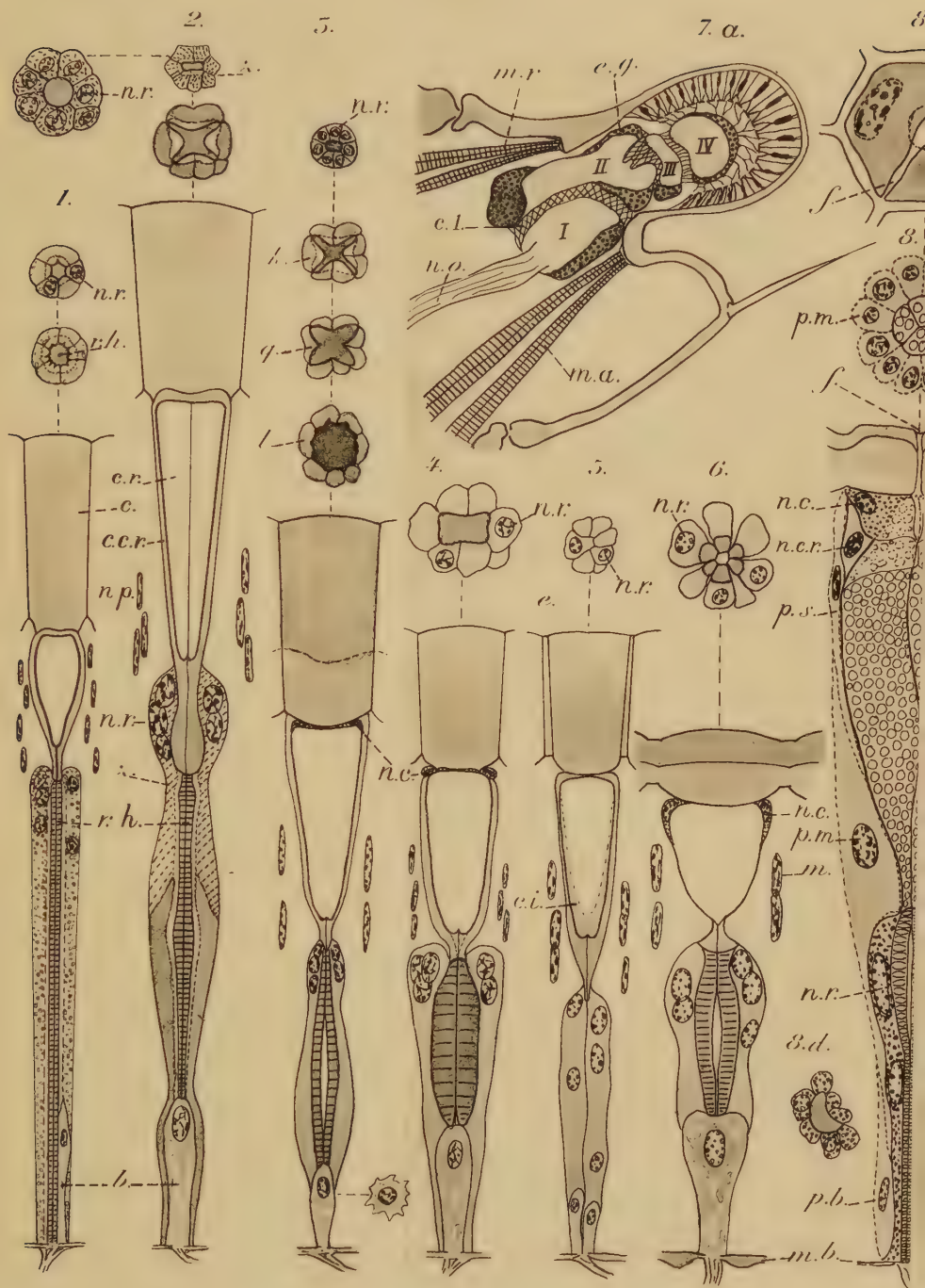
EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Lettres communes à toutes les ommatidies : *c*, cornéule ; *nc*, noyau d'une cellule cornéenne ; *cr*, cône cristallin : *ncr*, noyau de cellule cristallinienne ; *np*, noyau d'une cellule pigmentaire ; *ccr*, cellule cristallinienne ; *nr*, noyau rétinien ; *rh*, rhabdome ; *mb*, membrane basale.

N. B. Toutes les ommatidies de cette planche appartiennent à la zone médiane de l'œil d'un adulte. Elles sont figurées d'après des coupes sagittales et transversales, dépigmentées au brome et colorées à l'hémalun-éosine-safran. Les dimensions des parties sont établies d'après mesures sur l'œil frais dilacéré.

1. — Ommatidie de *Notiophilus rufipes*, $\times 500$. En haut : coupes transversales de la rétine vers le sommet nucléé, et vers le milieu de sa hauteur. *b*, cellule basale.
2. — Ommatidie de *Læmostenus complanatus*, $\times 500$. En haut : coupes transversales de la rétine vers le sommet nucléé, vers la zone *x* peu colorable à striation hélicoïdale, et vers la zone inférieure plus éosinophile.
3. — Ommatidie de *Læmostenus oblongus*, $\times 500$. On remarquera l'exiguité des noyaux rétiniens. De haut en bas : *nr*, coupe transversale au sommet, puis coupes transversales à mi-hauteur de : *k*, rétine d'un individu de la grotte Compagnaga-Lecia, à Cihigue (Basses-Pyrénées) ; *q*, rétine d'un individu de la grotte inférieure du Queir, à Biert (Ariège) ; *l*, rétine d'un individu de la grotte de Lestelas (Ariège).
4. — Ommatidie d'*Antisphodrus Boldorii*, $\times 500$. Au bas, coupe de la cellule basale.
5. — Ommatidie de *Ceuthosphodrus navarricus*, $\times 500$; *ci*, zone périphérique inachevée du cône cristallin.
6. — Ommatidie de *Trechus angusticollis*, $\times 1.000$.
- 7 *a*. — Coupe sagittale verticale demi-schématique de l'œil de *Munidopsis polymorpha* : *eg*, écorce grise des masses optiques ; *no*, nerf optique ; *c1*, premier chiasma ; I, II, III, IV, substance blanche des quatre masses optiques ; *mr*, muscle releveur de l'œil ; *ma*, muscle abaisseur.
- 7 *b*. — Ommatidie de *Munidopsis polymorpha*, $\times 150$ (à l'échelle de la Galathée, fig. 11 *c*). Le trait *t* indique la hauteur d'une ommatidie chez une jeune Galathée de même taille que le *Munidopsis* (♀ ayant une longueur céphalo-thoracique de 5,2 mm).
- 7 *c*. — Même ommatidie, $\times 1.000$. *npi*, noyau d'une cellule pigmentaire irienne ; *np*, noyau d'une cellule pigmentaire principale (les pigments sont incolores) ; *acr* = axe cristallin acidophile ; *d* = disque acidophile intermédiaire.
8. — Ommatidie d'*Upogebia littoralis* ♂ de 37 mm. de long, $\times 500$. De haut en bas :
- 8 *a*. — Cornéule vue de face ; *f*, fente de séparation des deux cellules cornéennes, dont on voit les noyaux par transparence. On remarquera l'espacement entre les diverses facettes.

- 8 *b*. — Coupe transversale au niveau des douze cellules pigmentaires médianes *pm*. On remarquera la structure globulaire du cristallin.
- 8 *c*. — Coupe longitudinale. *ps*, cellule pigmentaire supérieure ou irienne. *pb*, cellule pigmentaire basale. 8 *d* : formes diverses du rhabdome en coupes transversales. 8 *e* : coupe de la rétinule et du rhabdome à leur base ; *g*, globules éosinophiles.
9. — Ommatidie d'*Upogebia stellata* ♂ de 38 mm. de long, $\times 500$. On remarquera en haut l'absence des limites des cornéules, les facettes, confondues entre elles, ne se repérant que par les cristallins vus par transparence.
10. — Ommatidie de *Munida hamffica*, ♂ de longueur céphalothoracique 29 mm., $\times 150$. En haut, coupe transversale au milieu de la rétinule. *g* = globule éosinophile, *acr* = axe acidophile prolongeant le cristallin. 10 *a*, rétinule $\times 300$, *na* = noyau de la cellule rétinienne accessoire.
11. — Ommatidie de *Galathea squamifera*, ♂ de longueur céphalothoracique 19 mm. 3. 11 *a*, rétinule, $\times 300$. Mêmes lettres que ci-dessus. 11 *b*, coupes transversales aux niveaux de l'axe cristallin, de la base rétinienne et du milieu de la rétinule. 11 *c*, ommatidie entière, $\times 150$.
-



F. Bernard, del.

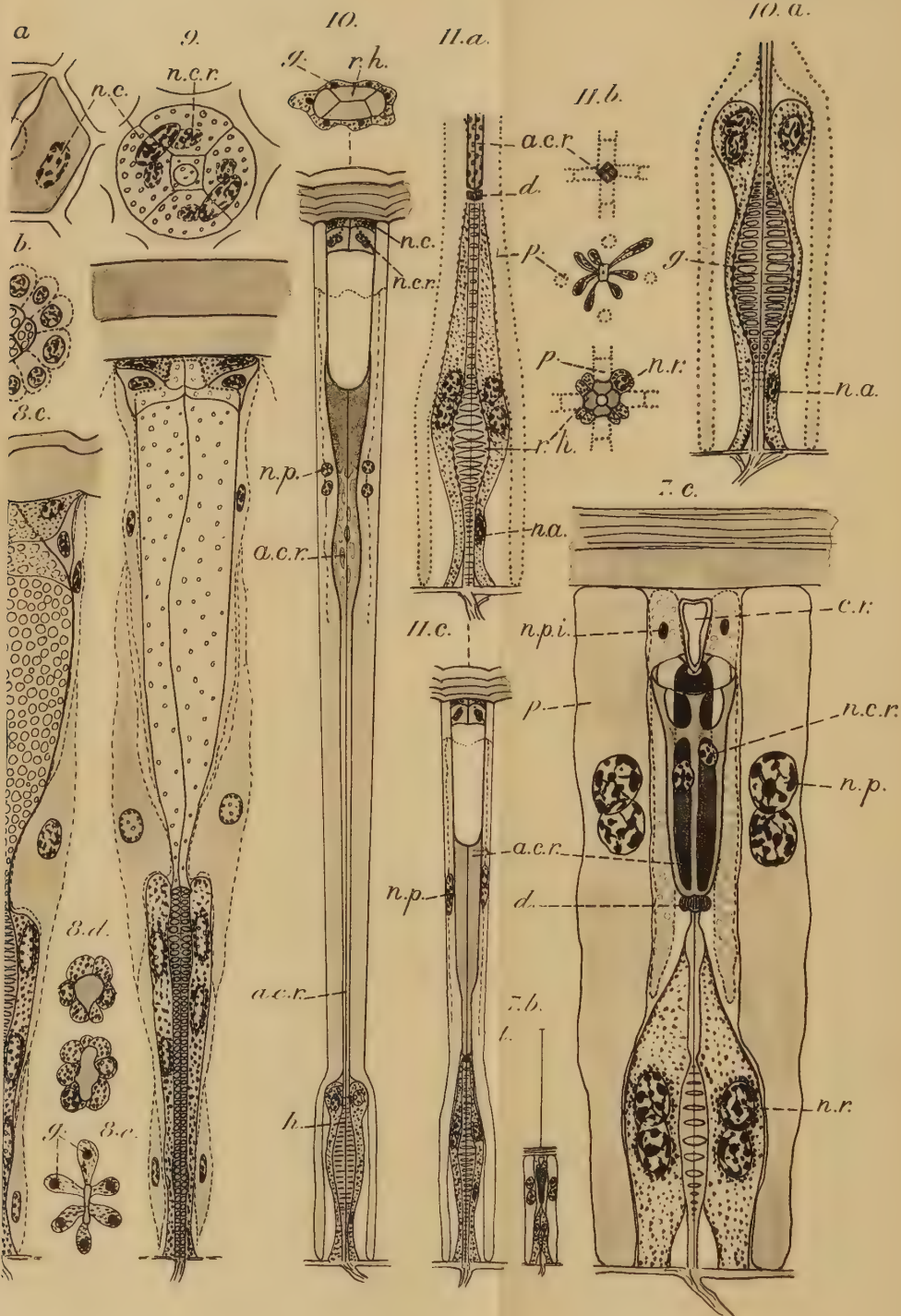


PLANCHE V

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

A gauche (*a* à *e* et *I* à *Ad* ♀) développement et croissance des ommatidies latérales chez *Nolonecta maculata* ($\times 500$). Le contenu des noyaux n'a pas été figuré.

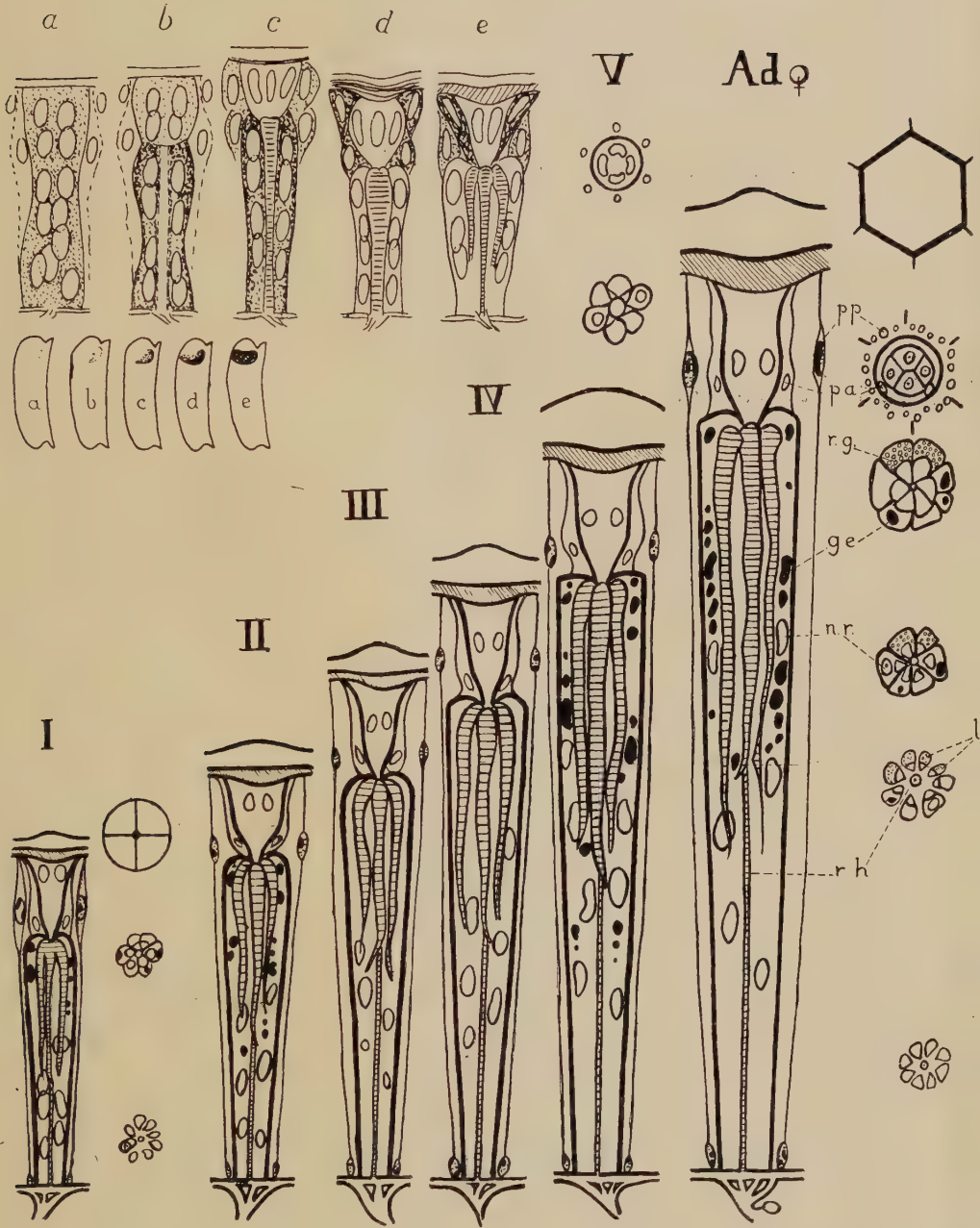
A droite (G I à G XI), croissance des ommatidies chez *Gryllus domesticus* ($\times 500$).

En *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, développement. Les schémas inférieurs représentent l'aspect de l'œil à travers la coque de l'œuf de *Nolonecta* aux mêmes stades. *a*, pas de pigment ni de limites cellulaires; *b*, apparition de l'axe du rhabdome et du pigment rétinien; *c*, différenciation des cellules réfringentes et du rhabdome; *d*, dépôt de pigment noir dans les cellules cornéennes et périphériques. L'ommatidie, comprimée, s'élargit. Le pigment rétinien n'est pas figuré; *e*, suite de la compression et isolement des rhabdomères.

En I, II, III, IV, V et *Ad* ♀, croissance. Chaque figure représente une ommatidie latérale, mesurée vers la fin d'un stade larvaire sur l'œil frais. Le rhabdome et les noyaux sont dessinés d'après des préparations histologiques. A droite de *Ad* ♀, coupes transversales de l'ommatidie chez une femelle adulte. *pp*, cellules pigmentaires périphériques; *pa*, cellules accessoires ou cornéennes; *rg*, région granuleuse latérale de la rétine; *ge*, inclusions grasses éosinophiles; *nr*, noyau rétinien; *l*, cellules rétiniennes accessoires de la zone proximale; *rh*, portion proximale du rhabdome.

G I à G XI, choix de cinq stades du Grillon domestique (G I, ommatidie à la naissance; G XI, ommatidie d'une femelle adulte). On remarquera particulièrement : sur G I, la cornéule arrondie et séparée de ses voisines; entre G V et G VI, l'accroissement considérable du cristallin *cr* et de la cornéule *c*; sur G IX et G XI, la réduction des cellules sécrétrices de la cornéule et du cristallin.

En G Va, aspect d'une ommatidie au stade V, non dépigmentée, telle qu'on la voit dans les mesures de croissance. *c*, cornéule; *nc*, noyau d'une cellule cornéenne; *cr*, *ncr*, cristallin et noyau d'une cellule cristallinienne; *np*, noyau d'une cellule pigmentaire périphérique; *nr*, noyau d'une cellule rétinienne; *rh*, rhabdome; *m*, membrane basale de la rétine périphérique.



F. Bernard del.

Groissance des

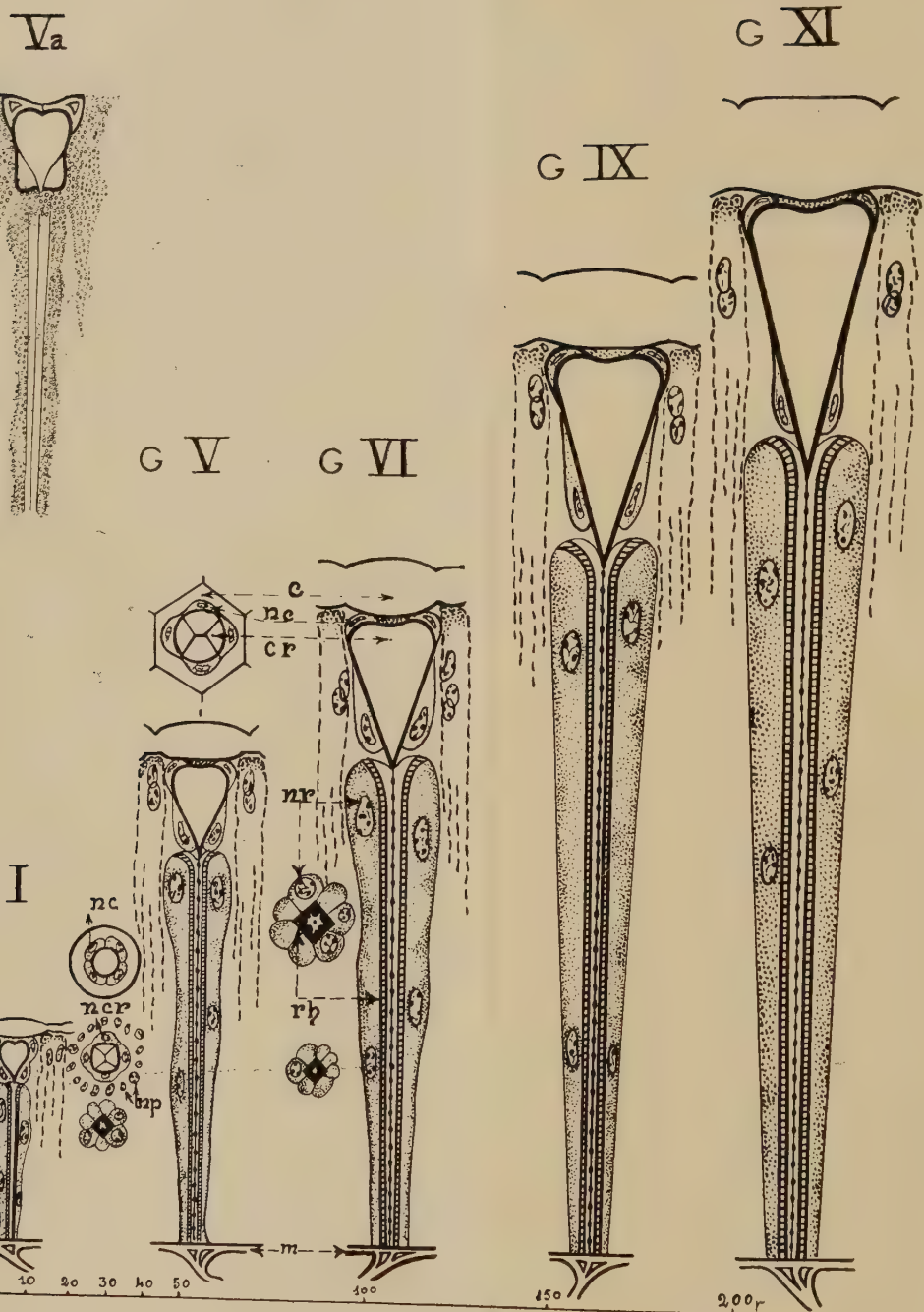


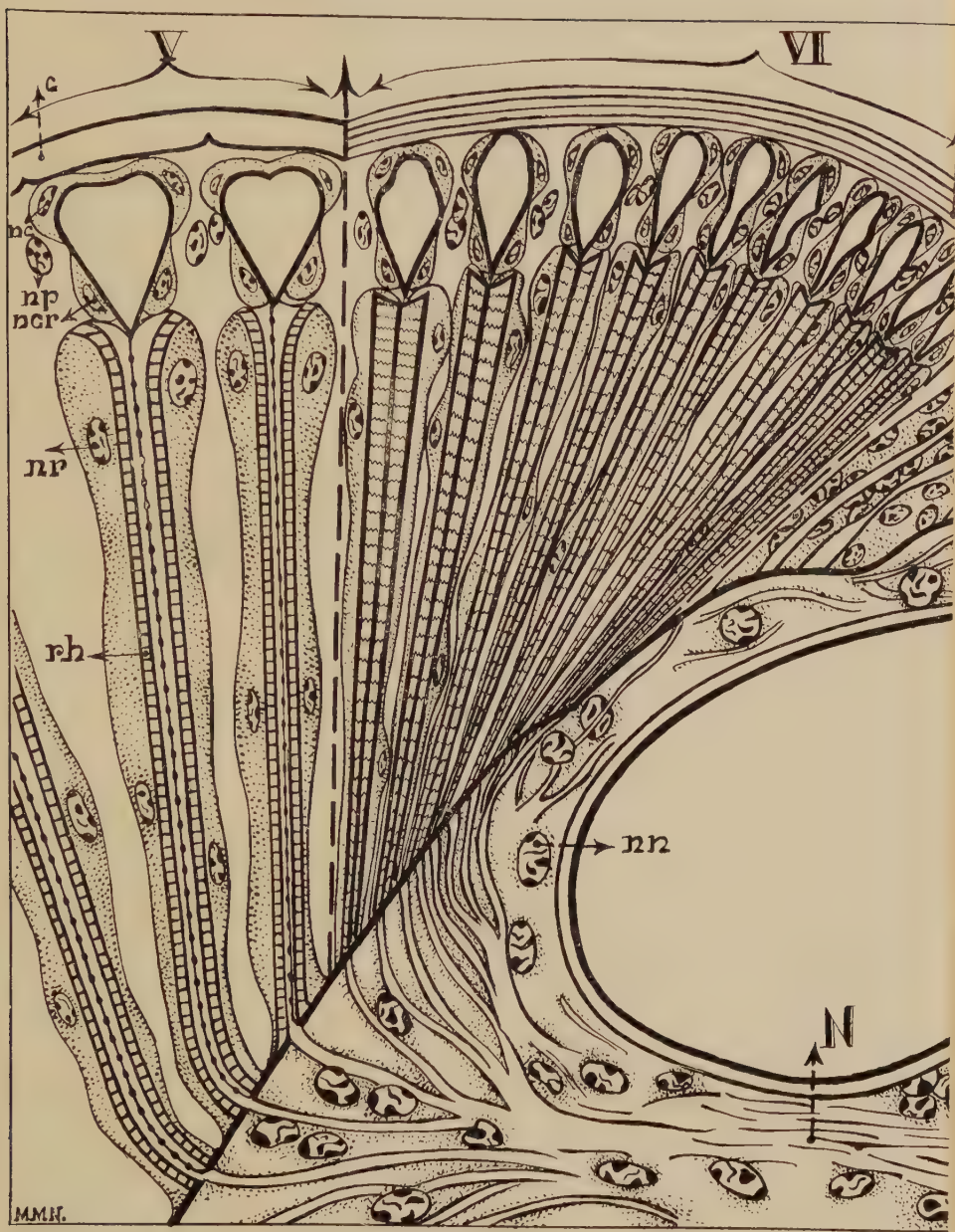
PLANCHE VI

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

Coupe très grossie, $\times 1.000$, de la zone génératrice dans un œil de Grillon domestique au cinquième stade (agrandissement d'une partie de la figure de texte 7, p. 47).

V, ommatidies fonctionnelles du cinquième stade ; *c*, cornée.

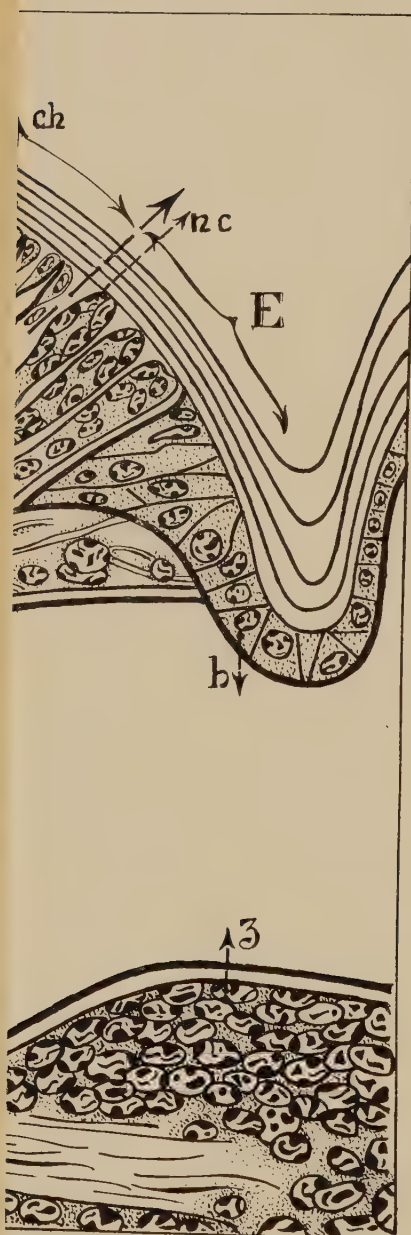
VI, ommatidies supplémentaires du sixième stade, déjà prêtes sous la cuticule céphalique *ch*. E, zone hypodermique génératrice des éléments oculaires pour les stades postérieurs au sixième : on y distingue trois jeunes ommatidies possédant le nombre définitif de noyaux ; *nc*, noyau d'une future cellule cornéenne. *h*, hypoderme banal. *nn*, noyau d'un neurone unipolaire géant de la rétine moyenne ; N, substance blanche de la rétine moyenne ; 3, cortex ganglionnaire profond.



M. Nageotte del.

Croissance de l'œil du Grillon domestique.

Planche VI.



DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

La polyembryonie chez les Insectes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 20 juillet 1937,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

